LANDPLANTER 2: MOSENE

Kompendium for kurset BIO1200B - Biologisk mangfold

Inger Nordal

Institutt for Biovitenskap, Universitetet i Oslo, 2014.

FORORD

Det finnes ingen moderne lærebok som på en fornuftig måte dekker botanikkfaget med fokus på norsk diversitet. Det har derfor vært nødvendig å skrive nye kompendier for disse delene av BIO1200A og BIO1200B deler. Dette heftet: 'Landplanter 2: Mosene' dekker aspekter ved plantenes erobring av landjorda (repetisjon fra Landplanter 1: Karsporeplantene og frøplantene; BIO1200A), og gir en innføring i mosenes systematikk, evolusjon og økologi.

Det foreliggende kompendiet er ment å bygge bro til læreboka på BIO1000 (Brooker, Widmaier, Graham & Stiling 2011, Biology, 2nd edition) og har ellers hentet stoff fra en rekke bøker og skrifter som er angitt i litteraturlista bak.

Det er ikke alltid lett å framstille systematikk-faget på en spennende og inspirerende måte. Men om en ønsker å fordype seg i og forstå biodiversitet - biologisk mangfold - er det nødvendig med litt 'tørr' kunnskap om form (morfologi) og taksonomi (arter, slekter, familier etc.). Vi har forsøkt å formidle stoffet i en evolusjonær og økologisk sammenheng. Og så håper vi dere finner en viss glede i å studere den grensesprengende hendelse i livets utvikling: En grønnalgegruppe – der blant andre kransalgene hører til – foretok en gradvis overgang fra vann til land, sannsynligvis i symbiose med sopper. Dette ga etter hvert mulighet for etablering av også dyreriket på landjorda, samt for en rekke symbionter, saprofytter og parasitter. Ved evolusjon og ko-evolusjon i løpet av mer enn 450 millioner år, er det utrolige mangfoldet vi kan studere på landjorda i dag, kommet til. Mosene oppsto tidlig etter at plantene erobret landjorda. De er ikke artsrike som frøplantene, men de har inntatt de fleste nisjer fra tropisk regnskog til arktisk-alpine tundra. Mosene spiller en stor rolle som karakterarter for en rekke ulike økosystemer, og de er vel verd et studium!

Oslo, mai 2014.
Inger Nordal

Innhold

Repetisjon av kladistisk klassifikasjon 4

Embryofytter (Landplanter) 6

Overgang fra liv i vann til liv på land 8

Hva er en mose? 13

Livssyklus og grunntrekk i bygning 13

Mosenes basale fylogeni 17

Nålkapselmoser (Klasse Anthocerotopsida) 23

Levermoser (Klasse Marchantiopsida) 24

- Inndeling, bygning og evolusjon 24
- Underklasse Jungermanniidae 27
- Underklasse Marchantiidae 36

Bladmoser (Klasse Bryopsida) 40

- Inndeling, bygning og evolusjon 40
- Underklasse Takaidae 41
- Underklasse Sphagnidae – torvmoser 42
- Underklasse Andraeidae – sotmoser 46
- Underklasse Bryidae – ekte bladmoser 47
- En sammenlikning av underklassene 58

Mosenes økologi og fysiologi 60

Vekstformer hos moser 62

Reproduksjonsbiologi 64

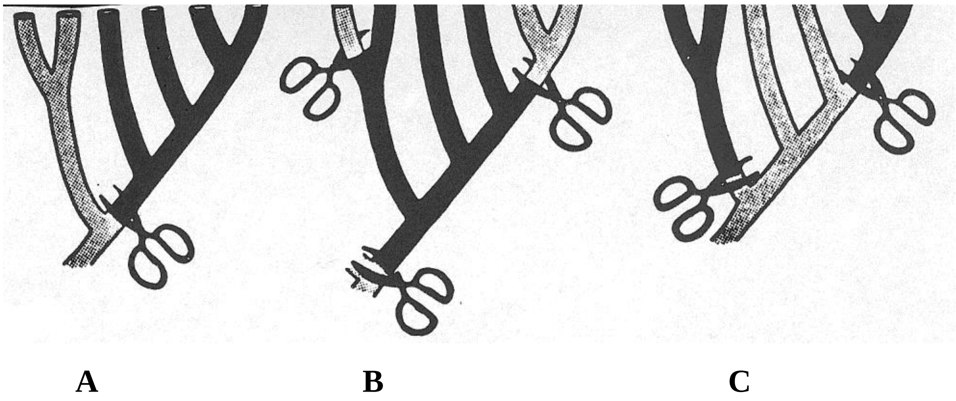
Kilder 65

Ordliste 66

REPETISJON AV KLADISTISK TERMINOLOGI

Start med å lese det første kapitelet i «Karsporeplanter og frøplanter og repeter eventuelt kapitel 26 i BIO1000-læreboka). Vær sikker på at du forstår begrepene:

- Monofyletisk gruppe
- Parafyletisk gruppe
- Polyfyletisk gruppe
- Apomorfi/synapomorfi
- Plesiomorfi/symplesiomorfi
- Søstergruppe
- Utgruppe
- Homologi/homoplasi



Figur 1. A. det mørke partiet av treet representerer en monofyletisk gruppe (‘ett kutt under’). B. tilsvarende en parafyletisk gruppe (‘et kutt under og minst ett kutt over’). C. tilsvarende en polyfyletisk gruppe (‘mer enn ett kutt under’).

Det pågår en heftig debatt innen systematikk-faget hvorvidt parafyletiske grupper bør gis formell taksonomisk rang og navn eller om bare de strengt monofyletiske bør aksepteres. Velkjente plantegrupper som ’karsporeplanter’, ‘nakenfrøete’, ‘tofrøbladete’, og ikke minst *moser*, er alle sannsynligvis parafyletiske.

En kladistisk analyse, basert på morfologiske eller molekylære data, innebærer at en konstruerer fylogenetiske trær basert på parsimoni-prinsippet, det vil si at antallet karakter-endringer (fra primitiv til avledet status) er færrest mulig. Slike analyser gjennomføres ved hjelp av data-program.

EMBRYOFYTTER (Landplanter)

I dag deles gjerne alle eukaryoter inn i 7 ”supergrupper” (se figur 28.5 i BIO1000-læreboka). Rødalger, grønnalger og landplanter (embryofytter) omfatter organismer med primær endosymbiose, det vil si at kloroplastene er omgitt av bare to membraner. Samlet er denne gruppen parafyletisk, men grønnalgene + landplantene danner en monofyletisk gruppe (se figur 28.9 i BIO1000-læreboka).

En plante er en autotrof organisme, det vil si den kan omdanne lysenergi til kjemisk energi ved fotosyntese. Med en slik definisjon vil også alle alger inkluderes i planteriket. ‘Alger’ er, imidlertid, en gruppe av ubeslektede akvatiske fotosyntetiserende organismer (se figur på side 7 i Algekompendiet).

Det er spesielt grønnalgene (Divisjon *Chlorophyta*) som er av interesse for å forstå utviklingen av livet på land. Landplantene (embryofyttene) har klorofyll b, som også alle grønnalger har (i tillegg til klorofyll a som alle fotosyntetiserende organismer har). Gruppen som inneholder grønnalgene og landplantene er som nevnt antatt å være monofyletisk og har vært kalt *Viridiplantae* (*viridis* på latin betyr grønn), noen ganger også kalt *Chlorobionta* (*chloros* på gresk betyr grønn). Søstergruppen til *Viridiplantae* er sannsynligvis rødalgene (Divisjon *Rhodophyta*).

Det finnes overbevisende data som viser at opphavet til landplantene finnes innen en spesiell gruppe av grønnalger, nemlig charofyttene (*Charophyceae*, se figur 29.1 i BIO1000-læreboka), som omfatter flere ordener, hvorav to, nemlig skjoldalgene (*Coleochaetales*) og kransalgene (*Charales*), begge hovedsakelig ferskvanns-grønnalger, er av interesse for å forstå utviklingen av landplantene (Repeter algekompendiet, side 77-80 og «Karsporeplanter og frøplanter, side 8-13).

Den monofyletiske gruppen som består av charofytter og embryofytter har blitt foreslått å utgjøre et eget rike (Kingdom) *Streptophyta* (se figur 29.1 i Bio1000-læreboka, *strepto* på gresk betyr en vridd kjede, i en del charofytter henger cellene sammen i slike kjeder). Egenskaper som forbinder charofytter og embryofytter - og som en ikke finner hos de andre grønnalgene - er:

- celleveggene består hovedsakelig av cellulose som dannes i rosett-formete strukturer, disse strukturene er lineære hos de andre grønnalgene
- spesielle enzymer (antioksidanter) som bryter ned hydrogenperoxyd og andre skadelige molekyler finnes i spesielle organeller som kalles peroxisomer (se figur 4.7 i Bio1000-læreboka).
- samme slags type flavonoider (gule fargestoff)
- måten celleveggene dannes i mitosen er av samme type (ved at det først dannes en celleplate, fragmoplast (se figur 15.10 i BIO1000-læreboka)
- flagellene hos de hannlige gametene, spermatozoidene, har lik ultrastruktur som avviker fra de andre grønnalgene.
- Diverse DNA-analyser støtter hypotesen om at charofyttene og embryofyttene er søstergrupper.

Vi kaller de virkelige landplantene (dvs. streptofytter minus charofytter), som sannsynligvis også er en monofyletisk gruppe, for *Embryophyta* fordi de har et hvilende embryostadium tidlig i den diploide fasen av livssyklus. Embryoet er avhengig av næring fra morplanten.

I tillegg til å utvikle et *embryo*, er embryofyttene karakterisert ved at de har:

- en *flercellet sporofytt* (charofyttene har haplontisk livssyklus, det vil si at zygoten går rett i reduksjonsdeling etter en hvilefase, sporofytten hos disse er altså encellet).
- *kutikula*, et voksliknende overtrekk som beskytter planten mot uttørring hos de fleste landplantene (mosene representerer som vi senere skal se delvis unntak).
- *tykkveggete sporer* omgitt av et meget bestandig stoff *sporopollenin* og med et trearmet merke (‘*tetrademerke*’).

Innen embryofyttene er det noen utviklingslinjer som har ‘satset på’ å utvikle den haploide fasen av livssyklus, det er mosene (bryofytter), mens karplantene (engelsk: vascular plants = tracheophytes) har ‘satset på’ den diploide fasen. Med ‘satset på’ menes at fasen biomassemessig dominerer livssyklus og at det i all hovedsak er i denne delen av livssyklus at fotosyntese finner sted.

Både moser og karplantene har generasjonsveksling (*haplo-diplontisk livssyklus*) (se figur 15.15 og 29.6 i Bio1000-læreboka) som er *heteromorf*, det vil si de to ulike fasene, den haploide og den diploide, ser morfologisk forskjellige ut. Den haploide fasen kaller vi *gametofytt*, siden den produserer gameter og den diploide fasen kaller vi *sporofytt*, siden den produserer sporer (phyton på gresk betyr plante).

OVERGANG FRA LIV I VANN TIL LIV PÅ LAND

(Repetisjon fra «Karsporeplanter og frøplanter»)

Vi har, som nevnt, god grunn til å tro at embryofyttene (landplantene) har utviklet seg fra de charofyttiske grønnalgen (kransalger m.m.). Disse vokser ofte i grunt ferskvann – og har derfor ikke hatt lang vei til landjorda. Sannsynligvis har de charofyttiske 'ur-embryofyttene' vokst i habitater med fluktuerende vannstand, slik at det oppsto seleksjon for å tåle uttørking. Noen av de felles egenskapene for charofytter og embryofytter, nevnt ovenfor, har sannsynligvis vært en forutsetning ('preadaptasjon') for å kunne krysse vann til land barrieren. Som eksempel er grønnalgene i sin nedsenkete tilstand, mindre utsatt for UV-stråling enn deres nærmeste slektninger på land. *Flavonoider,* av den typen vi finner hos charofyttene og embryofyttene, spiller en spesiell rolle i UV-beskyttelse, som sikkert også har vært nødvendig for en plante som vokser i grunt vann. Det er ellers interessant å merke seg at mulige evolusjonære forløpere for *kutikula* og *epidermis-porer* (spalteåpninger, *stomata*) finnes hos charofyttene. Videre er også symbiose med sopp kjent i denne algegruppen. *Mykorrhiza* kan ha vært en forutsetning for livet på land fra starten av. Charofyttene mangler et effektivt rotsystem som er nødvendig for landplanter, sopphyfer kan ha kompensert for denne mangelen fra starten av.

Livet til en grønnalge i vann møter vesentlig andre krav enn livet til en algeslektning på land. 'Svaret' på uttørkingsproblemet har vært utvikling av vanntett *kutikula* hos karplantene som lukker planten for fordampning. Mosene som (med unntak av nålekapselmosene) ikke utvikler kutikula på den grønne gametofytten, har løst problemet ved å tåle uttørking (noe vi kommer tilbake til). En hermetisk lukking ved en kutikula vil hindre gassutveksling som er nødvendig for fotosyntese (i hovedsak CO_2 inn og O_2 ut) – 'svaret' er de fleksible *spalteåpningene*. Grønnalgene kan enkelt ta hand om gassutveksling gjennom den permeable overflaten (som ikke er dekket av kutikula) og trenger derfor ikke porer eller spalteåpninger.

Næringsopptaket kan hos charofyttene, som hos alle de andre grønnalgene, foregå over hele planteoverflaten. Denne muligheten mangler hos de fleste embryofyttene. 'Svaret' hos de første landplantene er utvikling av røtter, først i form av enkle *rottråder* (*rhizoider*) som hos mosene (som fortsatt kan ta opp næring direkte fra fuktig luft i gametofyttene og er derfor ikke helt avhengige av opptak fra jorda), gradvis utvikles så effektive røtter med rothår hos karplantene (som er helt avhengige av alt vann- og næringsopptak fra jorda).

De fleste moser mangler spesialisert ledningsvev, men noen har spesielle celler med en viss vannlednings-funksjon, kalt *hydroider*. Siden hydroider utvikles på gametofytter og trakeider på sporofytter, er det tvilsomt om de representerer homologe strukturer, det vil si at de ikke er arvet fra et felles opphav (dvs. de er analoge strukturer). Sannsynligvis har seleksjon for celleforlenging for å lette vann-transport utviklet seg parallelt.

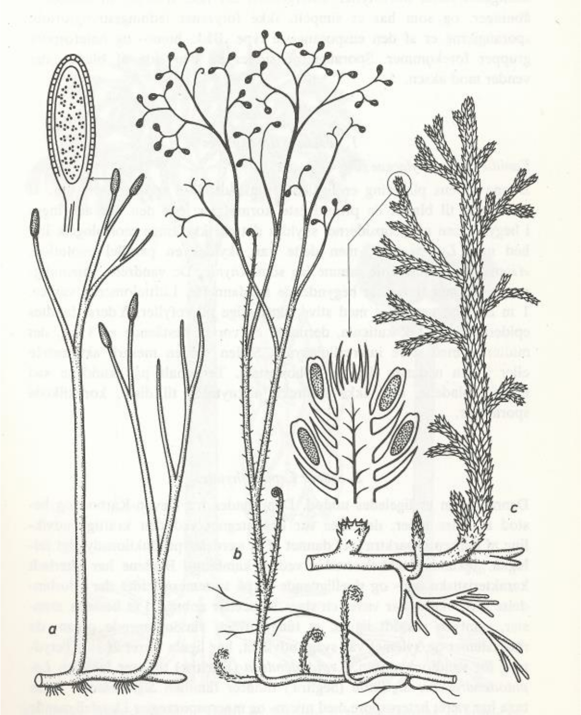
Hos grønnalgene, inkludert charofyttene, skjer spore- og ♂-gamet-spredning i vann, og beskyttelse mot uttørking er ikke spesielt påkrevd. Da plantene erobret landjorda, beholdt de i første omgang det vandige medium (regnvann, fuktig jord) for befruktning, altså for spermatozoidenes (♂-gametens) svømming til eggcellen. Men sporene var prisgitt spredning gjennom luft. 'Svaret' på tørkeproblemet er utvikling av *sporopollenin*, et av de mest bestandige substanser i planteriket, som nettopp beskytter sporene hos moser og karsporeplanter og pollen hos høyere planter. (På grunn av sporopolleninet er pollenanalyse mulig, det vil si analyser i sedimenter gjennom millioner av år, som kan fortelle oss mye om vegetasjonsutvikling).

Charofyttene beholder zygoten på den haploide morplanten, dette kan representere en 'preadaptasjon' for embryofyttene. En nøkkel-innovasjon i utviklingslinjen som omfatter charofytter og embryofytter er nemlig etablering av næringstransport mellom haploid og diploid fase – de ulike generasjonene lever ikke lenger uavhengig av hverandre. Landplantenes livssyklus kan tenkes oppstått fra charofyttene ved en forsinkelse av meiosen og derved en multicellulær fase (sporofytt) via en serie delinger av zygoten før den igjen skal gå i reduksjonsdeling å produsere haploide sporer.

I det hunnlige reproduksjonssystemet hos de primitive embryofyttene er eggcellen, og etter befruktningen også embryoet, beskyttet av et flercellet *arkegonium*. I det hannlige reproduksjonssystemet er spermatozoidene beskyttet av et flercellet *anteridium*. Hos de fleste algegruppene er gametangiene (samlebetegnelse på ♀ og ♂ kjønnsorganer) encellete.
Charofyttene, i form av de forkalkete kransalgene, er kjent som fossiler fra midtre Silur. Erobringen av landjorda startet sannsynligvis allerede rundt midtre Ordovicium, for omkring 475 millioner år siden. De eldste fossile funn av landplanter er sporer - muligens fra en mose. Små rester av kutikula og sporer med et karakteristisk trearmet merke (tetrademerke, som kjennetegner dagens landplanter) er funnet fossilt i tidlig Silur. Sannsynligvis eksisterte de tre klassene av moser: nålekapselmoser, levermoser, bladmoser og primitive karsporeplanter allerede i sen Ordovicium.

Siden utgangspunktet for landplantene etter all sannsynlighet har vært charofyttene, er det rimelig å tenke at den haploide gametofyttgenerasjonen var dominerende i livssyklus fra starten av, et trekk vi fortsatt finner hos mosene, der sporofytten forblir festet til og får næring fra den grønne gametofytten. Innen karplantene har sporofytten gradvis blitt den dominerende fase i livssyklus, og omvendt til det vi finner hos mosene, er det sporofytten som gir næring til gametofytten (som i utviklingens løp reduseres til bare få celler, lukket inne i sporofyttvev).

De første landplantene var sikkert små og meget enkelt bygd. De enkleste karplantene vi kjenner fossilt hadde dikotomt delte (gaffelgreinete) stengler med sporangier festet til enden av greinene. At det er sporangier og ikke gametangier, ser en fordi en finner sporer i tetrader – nødvendigvis resultat av en meiose. Planten har derfor vært en diploid sporofytt. Disse plantene hadde verken blad eller røtter. En representant for denne gruppen er illustrert i figur2, *Aglaophyton major* (tidligere kjent som *Rhynia major*, gitt navn etter skotsk Rhynie-flint der de første fossilene ble funnet fra midtre Devon). Slike funn er også gjort i Norge i Røros-området). I motsetning til hos mosene ser vi at de enkleste karplantene hadde forgreinete sporofytter og flere sporangier på hver sporofytt, de har derfor vært kalt *Polysporangiofytter*. Mosene blir da å oppfatte som *Monosporangiofytter*.



Figur 2. a. Eksempler på tidlige landplanter (Devon) rekonstruert fra fossiler, alle med endestilte sporangier og altså *polysporangiate*. a. *Aglaophyton major*, b. *Thursophyton*, c. *Asteroxylon*. De to sistnevnte har utviklet små nåleliknende blad uten ledningsvev, som en del moser, men plantene har sikkert representert sporofytter, mens hos mosene er den fotosyntetiserende del av livssyklus representert ved gametofytten, som oftest mangler kutikula og ledningsvev og derfor i liten grad har etterlatt seg fossile spor.

At plantene erobret landjorda for rundt 475 millioner år siden representerer en av de viktigste evolusjonære hendelser i jordas historie. Den etterfølgende evolusjonen av en mangfoldig fotoautotrof terrestrisk flora ga etter hvert også mulighet for utviklingen av en terrestrisk heterotrof fauna/funga.

Den terrestre floraen omfatter omlag 300.000 arter som tradisjonelt har vært fordelt på tre hovedgrupper:

1. Moser (Bryofytter – ca 24 000 arter (hvorav 15000 er bladmoser), fordelt på ca 1000 slekter) – rekke 1-3 nedenfor (parafyletisk).

2. Karsporeplanter = ”seedless vascular plants” (Lycofytter og Pteridofytter – ca 15000 arter) – rekke 4-5 nedenfor (parafyletisk).

3. Frøplanter (Spermatofytter – ca 260000 arter, sannsynligvis monofyletisk))
    a. Nakenfrøete (Gymnospermer) - rekke 6-9 nedenfor (parafyletisk)
    b. Dekkfrøete (Angiospermer) – rekke 10 nedenfor (monofyletisk).

Ti rekker (phyla) av landplanter (embryofytter):

1. Levermoser (liverworts)
2. Nålekapselmoser (hornworts)
3. Bladmoser (mosses)
4. Kråkefotplanter (lycophytes)
5. Bregner og snelleplanter (pteridophytes)
6. Konglepalmer (cycads)
7. Tempeltrær (ginkgos)
8. Bartrær (conifers)
9. Gnetofytter (gnetophytes)
10. Blomsterplanter, dekkfrøete planter (angiosperms)

Denne delen av kurset omhandler rekkene 1-3, altså mosene.

HVA ER EN MOSE?

Moser er et samlenavn på de enklest bygde, grønne landplantene (på folkemunne blandes mose og lav – jfr. ‘reinmose’ som er en lav, og altså derfor bør klassifiseres som sopp).

Det som skiller mosene fra de øvrige landplantene er at:

- vekstpunktet (*meristemet*) består av én endestilt (*apikal*) celle (sjelden av et flercellet *vev* som hos karplantene)
- *gametofytten* representer den dominerende fotosyntetiserende del av livssyklus
- *sporofytten* er festet til og avhengig av gametofytten hele sitt liv
- den grønne haploide planten tåler å tørke og ga i dvale, og kan vekkes til live ved ny vanntilførsel. Den tåler å ‘visne’ uten å dø, de er det som kalles *hydrolabile* eller *poikilohydre.*

Moser finnes over det meste av jorda, ofte i tallrike bestander. Mosene har med suksess invadert en rekke ulike habitater. Kunnskap om moser er derfor også viktig for å forstå struktur og dynamikk i en rekke økosystemer.

Taksonomisk inndeling av moser har lenge blitt sett på som vanskelig, og en rekke ulike forslag til klassifikasjon har vært foreslått. Tidligere skyldtes dette i noen grad at mosene er relativt små og enkelt bygde, slik at det antall karakterer som sto til taksonomenes rådighet var begrenset. Dette problemet er nå i ferd med å løses på grunn av tilgangen til avanserte elektronmikroskopiske, kjemiske, cytologiske og molekylære teknikker. Det svært begrensete fossilmaterialet vil imidlertid fortsatt være en hindring for å forstå evolusjonens gang. Moser er ’myke’ planter som sjelden blir bevart som fossiler.

Fra gammelt av delte man mosene i to: bladmoser og levermoser. Seinere har man funnet ut at nålkapselmosene (som tidligere ble oppfattet som levermoser) har så mange særtrekk at de bør skilles ut som en tredje hovedgruppe.

LIVSSYKLUS OG GRUNNTREKK I BYGNING

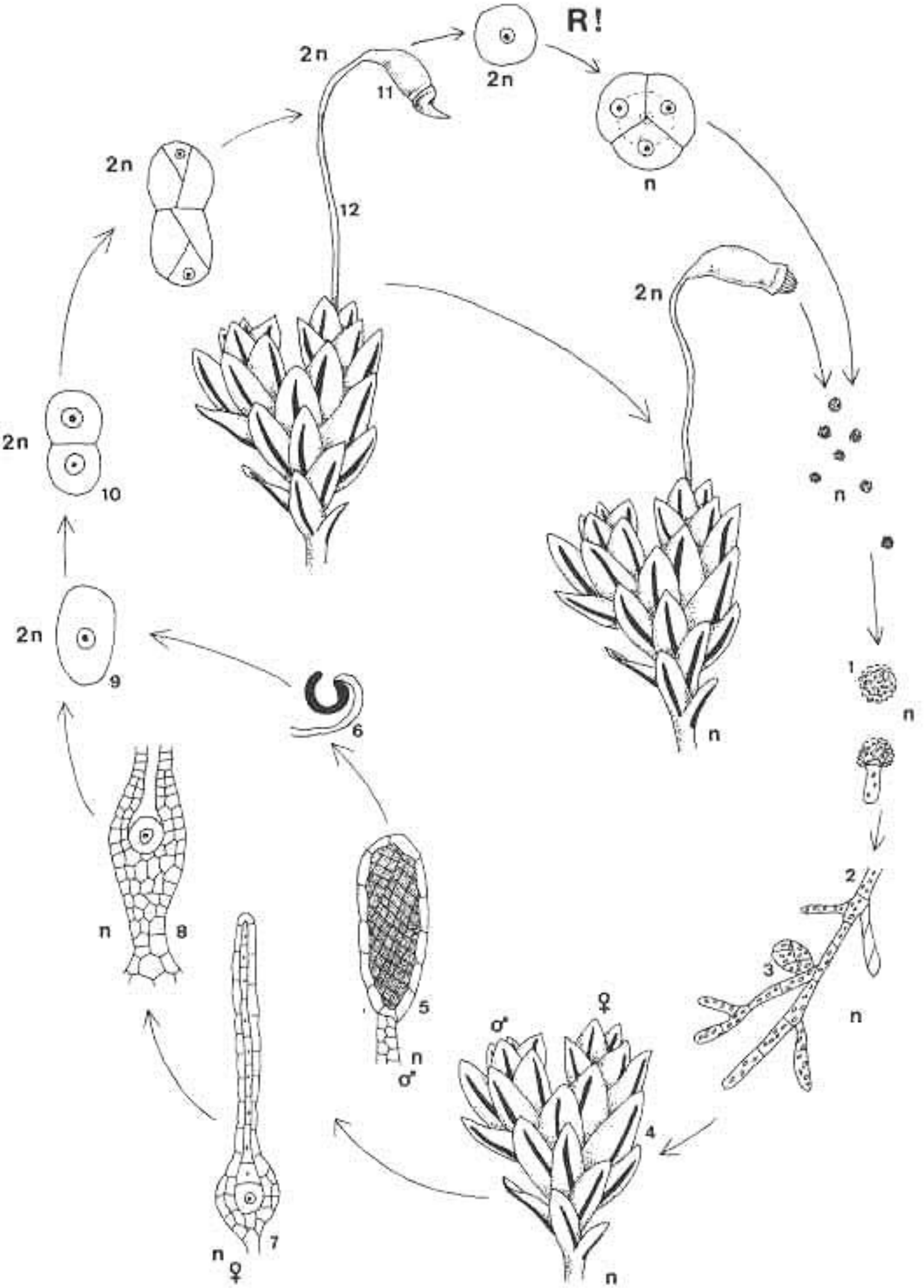
En moses livssyklus er i grove trekk som følger (figur 3, se også figur 29.7 i Bio1000-læreboka): Når en haploid (n) *spore* spirer (figur 3 $_1$), dannes det oftest et forgreinet system av trådformete cellerekker, et *protonema* (figur 3 $_2$) som faktisk minner om en trådformet grønnalge. Cellene i protonemaet inneholder klorofyll, og er derfor grønne. Protonemaet er oftest kortlevd. Fra knopper (figur 3 $_3$) som dannes på protonema spirer det grønne *gametofytt-skudd* (figur 3 $_4$). Gametofytten kan være thallusformet slik som hos enkelte levermoser og nålekapselmoser, eller differensiert i stengel og blad. Til forskjell fra karplantene er bladene oftest bare ett cellelag tykke. Stengelen er dårligere differensiert enn hos karplantene, men hos noen grupper (for eksempel bjørnemoser) finnes en *sentralsylinder* med spesielle, døde celler med vannledningsfunksjon (*hydroider*) i stengelen. Disse svarer, som nevnt, i funksjon og delvis også i struktur til trakeider, men cellene er mer tynnveggete og mangler den karakteristiske ornamenteringen av celleveggen som vi finner i karplantenes xylem. Moser mangler ekte røtter, men på de fleste mosegametofytter finner vi *rhizoider*; små, fargeløse eller brunaktige, trådformete celler eller cellerekker med festefunksjon.

På gametofytten dannes som nevnt flercellete kjønnsorganer (*gametangier*): hannlige *anteridier* og hunnlige *arkegonier*. Gametangiene dannes i bladhjørner, på thallusoverflaten, eller endestilt på spesielle greiner.

Anteridiet (figur 3, 5) er kule- eller sekkformet, ofte med en tydelig *stilk*. Det består av en enlaget vegg som omslutter celler som produserer *spermatozoider* ved mitose (figur 3 $_6$). Spermatozoidene har flageller og er bevegelige i vann.

Arkegoniet (figur 3, 7 & 8) er flaskeformet og består av et enkelt ytre cellelag (avvikende hos nålkapselmoser). Tre regioner glir gradvis over i hverandre; *hals*, *buk* og *stilk*. Halsen omslutter et stort antall *halskanalceller*. I bukregionen finner vi en *bukkanalcelle* og en *eggcelle*.

Gametangiene er ofte beskyttet av spesielle strukturer, gjerne blad som er større enn de ordinære bladene og i tillegg mer eller mindre modifisert, noen ganger også med spesiell farge. Et samlenavn på gametangier og bladene som omgir dem, er *inflorescens* (figur 4), dette navnet er imidlertid ikke helt passende ettersom betegnelsen 'flor' har med blomster å gjøre, et organ som ikke finnes hos moser. Derfor er *perichaetium* et mer presist uttrykk. Iblant inneholder perichatiene også *parafyser* mellom gametangiene, det vil si beskyttende celletråder som ofte er utvidet i øvre del.


R!
2n
2n
11
n
2n
12
2n
n
2n
10
1
n
2n
9
6
2
3
n
n
8
5
n
♂
♂
♀
4
7
n
♀
n

Figur 3. Livssyklus hos moser (bladmose). 1: Spore. 2: Protonema. 3: Knoppanlegg. 4: Gametofytt. 5: Anteridium. 6: Spermatozoid. 7: Ungt arkegonium. 8: Arkegonium med eggcelle før befruktning. 9: Zygote. 10: Zygotens første delinger. 11: Kapsel. 12: Seta. 11+12= Sporofytt. R! angir reduksjonsdeling.

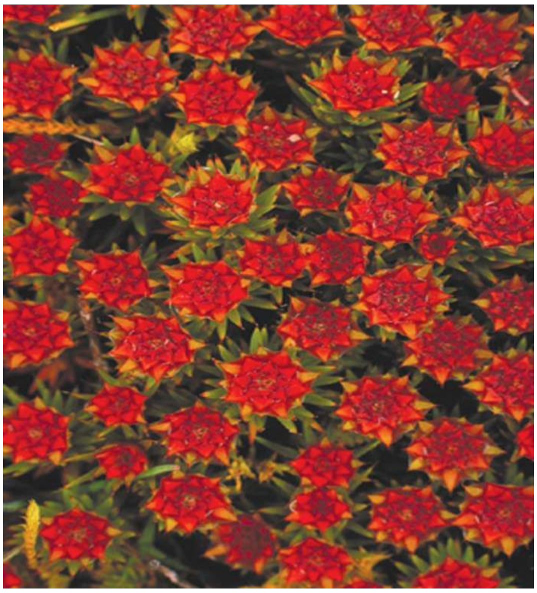


Fig. 4. Eksempel på en hannlig 'inflorescens' (*perichaetium*) hos en bjørnemose (*Polytrichum*). Antheridiene sitter under de røde skjellaktige bladene i midten.

En mose kan ha arkegonier og anteridier på ulike planter (*diøsisk/dioik* = *særbu,* enkjønnete individer) eller de kan sitte på samme plante (*monøsisk/monoik* = *sambu,* tokjønnete individer). Monøsiske moser kan deles i tre undertyper alt etter hvordan de hunnlige og de hannlige organene er plassert i forhold til hverandre:

1) ♀ & ♂ på forskjellige greiner
2) ♀ & ♂ på samme grein, oftest ♀ nedenfor ♂
3) ♀ & ♂ i samme inflorescens

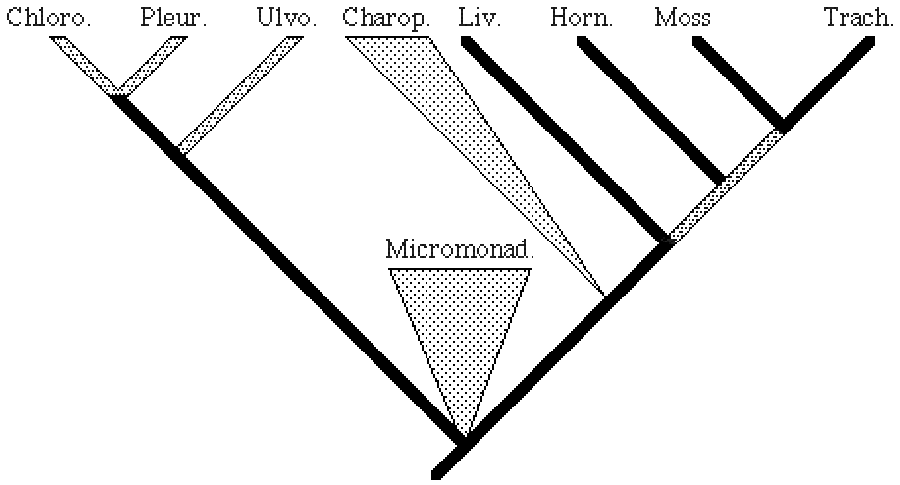
Spermatozoidene slipper ut når anteridiets øvre del brister. Befruktningen er vannavhengig idet spermatozoidene bare kan bevege seg i en vannfase. Befruktningsprosessen hos moser er derfor følsom for mikroklima (fuktighet) og for avstanden mellom anteridier og arkegonier. Regnskogsmoser som ofte henger fra trærne er avhengige av kraftig vind med regn for å transportere spermatozoidene. Ved modning forslimer arkegoniets hals-kanalceller for å hjelpe spermatozoidene på deres vei til egget. Hvis en spermatozoid treffer åpningen på et modent arkegonium, vil den svømme ned til egget og befruktningen kan skje. Ved befruktningen dannes en *zygote* (2n), som straks begynner å dele seg (Figur 3, 9 & 10).

Zygoten gir opphav til en sporofytt (2n) som i hele sitt liv er festet til gametofytten. Den kan være grønn som ung (og da fotosyntetiserende), men den er helt avhengig av gametofytten for tilførsel av vann og næringssalter. Sporofytten differensieres tidlig i tre hoveddeler: *Fot, seta* (stilk) og *sporangium* ('kapsel' – igjen en litt uheldig term, siden kapsel hos blomsterplantene er en spesiell frukttype, og mosekapselen er desidert ikke homolog med en frukt!). Foten som fester sporofytten til arkegoniets bunn og dermed til gametofytten, sørger for sporofyttens opptak av vann med næringssalter. Stilken hever sporangiet fra arkegoniet og gir derved sporene et høyere utgangspunkt, noe som er gunstig for sporespredningen (ved hjelp av vind). Vann og næring til sporangiet transporteres gjennom seta. I sporangiet foregår sporedannelsen ved meiose (reduksjonsdeling). Fot og/eller seta er hos noen arter redusert. Sporangiene viser stor variasjon i detaljutforming mellom mosegruppene, og gir viktige karakterer for identifikasjon. Mosesporer produseres i store mengder og kan spres over lange avstander med luftstrømmer. Sporeveggenes *sporopollenin* gir god beskyttelse, som gjør at sporer kan spire til protonema etter mange år i tørr tilstand.

MOSENES BASALE FYLOGENI

Både morfologiske, anatomiske og molekylære data viser entydig at mosene utgjør tre naturlige grupper, der den basale søstergruppa utgjøres av charophyttene (figur 5).

1) Levermosene (BIO1000-læreboka, figur 29.3)
2) Nålkapselmosene (BIO1000-læreboka, figur 29.5)
3) Bladmosene (BIO1000-læreboka, figur 29.4)



Figur 5. Et fylogenetisk tre som viser relasjonene mellom hovedlinjer av grønne alger og landplanter: Chloro. = Chlorophyceae (grønnalge); Pleur. = Pleurophyceae (grønnalge); Ulvo. = Ulvophyceae (grønnalge); Charop. = Charophyceae (charofyttene som inkluderer kransalger); Micromonad.= Micromonadophytaceae; Liv. = levermoser; Horn. = nålekapselmoser; Moss. = bladmoser; Trach. = Tracheophytes (karplanter). Den prikkete linjen i høyre hovedgrein indikerer at vi fortsatt ikke vet i hvilken rekkefølge de tre moseklassene er spaltet av i treet.

Det er, som sagt, overbevisende støtte (DNA, anatomi, kjemi) for at alle grønne landplanter deler et felles opphav med charofyttene. Det har deretter i evolusjonens løp funnet sted en suksessiv avspaltning av de gruppene som vi kaller moser. Vi har valgt å betrakte mosene som tre (sannsynligvis) monofyletiske grupper, adskilt på klassenivå (Tabell 1). Bio-1000-læreboka ga som nevnt gruppene rang av rekke (*Phylum*) som er et høyere nivå. (Valg av rang i en klassifikasjon er subjektiv – det finnes ikke objektive kriterier!)

Tabell 1. Oversikt over systematiske hovedgrupper (klasser, underklasser og ordner) av moser. I parentes omtrentlig antall slekter: arter. Grupper som ikke er representert i Norge er markert med *.

Klasse **Anthocerotopsida** - nålkapselmoser (6:80)

Klasse **Marchantiopsida** - levermoser
- Underklasse **Jungermanniidae**
  - Orden **Haplomitriales** (1:10)
  - Orden **Jungermanniales** (240:6000)
  - Orden **Metzgeriales** (30:300)
- Underklasse **Marchantiidae**
  - Orden **Monocleales*** (1:2)
  - Orden **Marchantiales** (30:200)
  - Orden **Sphaerocarpales*** (3:13)

Klasse **Bryopsida** – bladmoser
- Underklasse **Takakiidae**
  - Orden **Takakiales*** - Takakia (1:2)
- Underklasse **Sphagnidae**
  - Orden **Sphagnales** - torvmoser (1:150)
- Underklasse **Andreaeidae** - sotmoser (1:50)
- Underklasse **Bryidae** – ekte bladmoser
  - Orden **Polytrichales** - bjørnemoser (21:400)
  - Orden **Tetraphidales** - firtannmoser (2:5)
  - Orden **Bryales** - ekte bladmoser (765:13500)

Det er usikkert hvor nær nålkapselmoser, levermoser og bladmoser egentlig står hverandre. På grunn av mangelen på fossilmateriale er rekonstruksjonen av slektskap mellom levermoser, nålkapselmoser og bladmoser avhengig av analyser av karakterer hos nålevende moser. Det er enighet om at så lenge karplantene ikke er inkludert, utgjør mosene en parafyletisk gruppe (Figur 5, jfr. også Bio1000-læreboka, figur 29.1). Det er imidlertid knyttet stor usikkerhet til hvilken mosegruppe som er søstergruppe til karplantene, og også til den fylogenetiske relasjonen mellom moseklassene.

Skillekarakterer mellom moseklassene er oppsummert i Tabell 2. Av tabellen går det klart fram at alle de tre gruppene har karakterer som er unike (altså synapomorfier).

Hos **nålkapselmosene** gjelder dette:

- forekomsten av *pseudoelaterer;* sterile celler som dannes fra spesielle cellelag mellom de sporeproduserende lagene
- ikke-synkron sporeproduksjon (sporangiene fortsetter å vokse etter at sporemodningen har begynt på grunn av forekomsten av basale vekstceller = meristem)
- forekomsten av kutikula og spalteåpninger på gametofytten
- anteridier og arkegonier som utvikles inne i thallus
- ’diffus’ tilvekstsone, det vil si at veksten skjer fra en gruppe meristematiske celler og ikke fra en apokal vekstcelle, som hos algene og de andre mosene
- oftest bare én kloroplast per celle (som hos mange alger)
- ofte forekomst av én stivelsesholdig *pyrenoid,* lik den vi finner hos enkelte algegrupper.

Levermoser utmerker seg særlig ved to synapomorfier som finnes gjennom hele klassen og binder denne sammen:

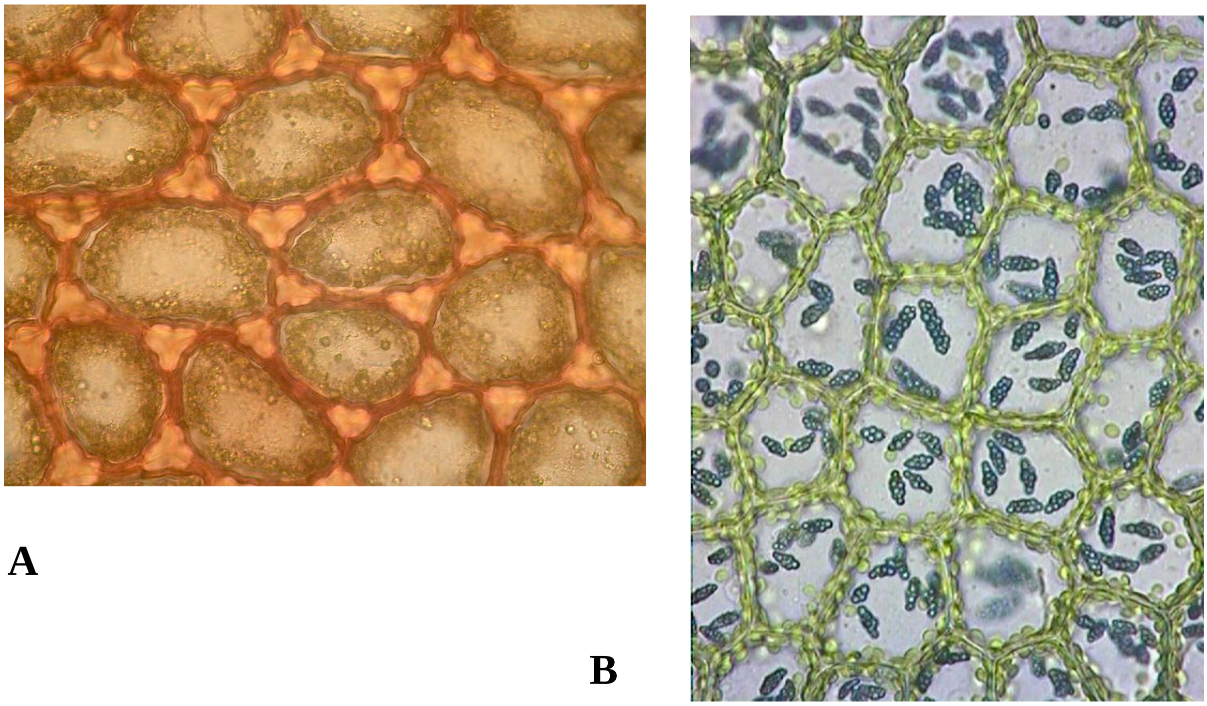
- Levermosene syntetiserer en rekke flyktige oljer som lagres i *oljelegemer* (figur 6B), det er lipid-holdige, membranavgrensete organeller. Hos de andre mosene (og ellers i planteriket) forekommer fettdråper som ikke er omgitt av membraner i cytoplasma. Oljelegemene finnes i om lag 90 % av artene, og kan gi verdifull taksonomisk informasjon på grunn av at størrelse, form og antall ofte er artsspesifikke. Oljelegemene gir ofte levermosene en ’krydret’ smak, som fører til at de ikke blir beitet av dyr. Noen av disse stoffene kan tenkes å ha potensiale som antimikrobielle legemidler.
- Forekomsten av *elaterer*; spiralfortykkete (men ellers tynnveggete), langstrakte, sterile celler som dannes samtidig med sporene og som har samme funksjon som pseudoelaterene hos nålkapselmosene. Spiralfortykkelsene gir hygroskopiske

bevegelser, noe som hjelper til med å holde sporene fra hverandre samt å spre dem (figur 7). Tidlig i utviklingen av det sporedannende vevet skjer den såkalte *spore-elater-delingen*. Da dannes to celler, én som ikke deler seg mer og gir opphav til en elatere og én som blir til en *spore-morcelle*. Spore-morcellen kan gjennomgå inntil fire mitoser før det dannes en sporetetrade ved meiose fra hver av sporemorcellenes datterceller. Forholdet mellom antall sporer og elaterer kan således variere fra 4:1 til 64:1, en viktig systematisk karakter.

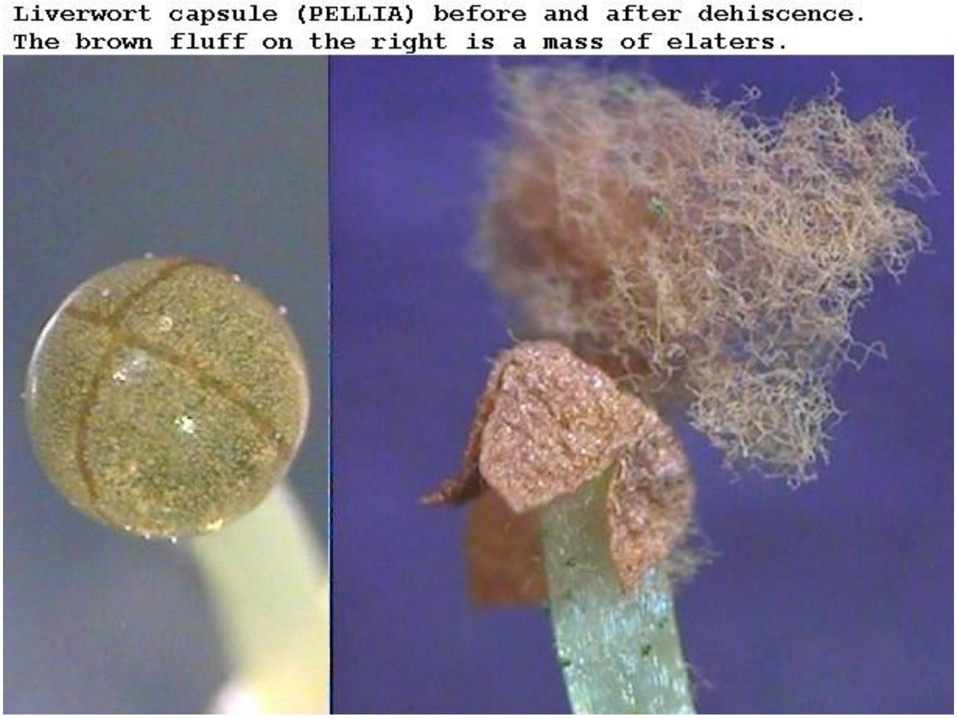
- Sporofytten er blek eller fargeløs, kortlevd, med et rundt sporangium som sprekker opp i klaffer (figur 7). I motsetning til bladmoser og nålkapselmoser så utvikles levermosens sporofytt fullstendig innenfor beskyttende gametofyttisk vev. Stilken forlenges meget raskt når meiose og sporeutviklinga er ferdig, ved at cellenes lengde øker 10-20 ganger som følge av vannopptak. Sporangiet bryter ut gjennom arkegoniet og restene av arkegonieveggen blir til et hylster som sitter rundt basis av den unge sporofytten. Sporofytten mangler spalteåpninger (i motsetning til sporofytten hos bladmosene).
- Sporangiet sprekker vanligvis opp i fire langsgående sprekker (figur 7). Sporofyttens spesielle og enhetlige utforming hos levermoser gir overbevisende bevis for at levermoser er en monofyletisk gruppe.

Videre finner vi følgende trekk som karakteriserer levermosene (uten å være synapomorfier):

- Vekstpunkt representert ved en tetragonisk apikalcelle er karakteristisk for levermosene (og også for bladmosene).
- *Trigoner,* trekantete fortykkelser i gametofyttcellene (figur 6A) er typisk, men mangler hos noen.



Figur 6. To karakteristiske anatomiske trekk hos levermosene. A. Trekantete fortykkelser i bladhjørnene (*trigoner*). B. Oljelegemer, organeller omgitt av membraner som omgir fettdråper.



Liverwort capsule (PELLIA) before and after dehiscence.
The brown fluff on the right is a mass of elaters.

Figur 7. Til venstre: Sporangium hos en typisk levermose (vårmose, *Pellia epiphylla*) med hyalin kortlevd seta og et sporangium som sprekker opp langs fire sømmer.

Til høyre: Åpent sporangium som sprer sporene, omgitt av de trådformete elaterene.

Bladmoser og karplanter deler en rekke felles avledete trekk (synapomorfier):

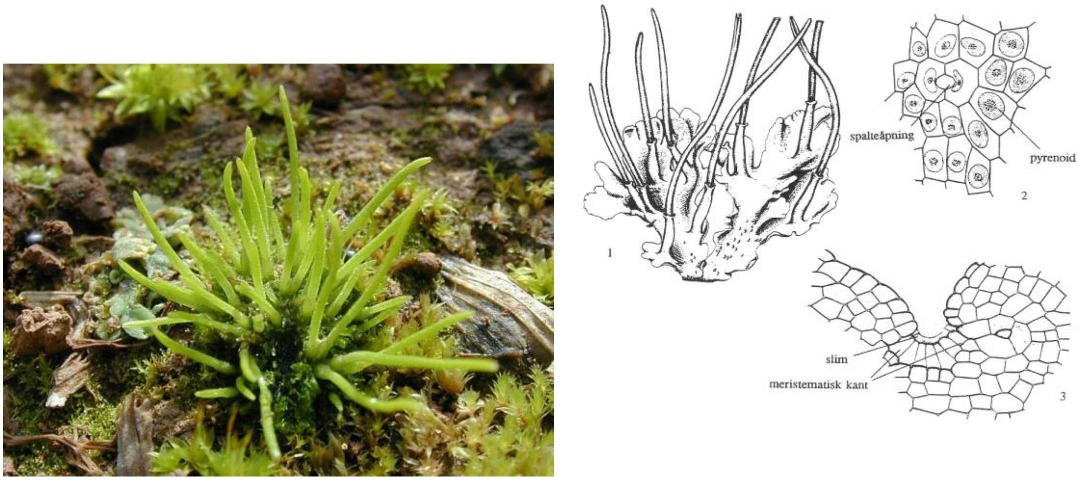
- Langlevd sporofytt (bladmosenes sporangiestilk er fundamentalt forskjellig fra levermosenes)
- Sporer med beskyttende yttervegg
- Likheter i kjemiske innholdsstoffer.

Tabell 2. Morfologisk sammenlikning av de tre moseklassene

Karakter	**Nålkapselmoser**	**Levermoser**	**Bladmoser**
Gametofytt			
differensiering	thallus	thallus eller differensiert i stengel og blad	differensiert i stengel og blad
blad	mangler	hele eller flikete	alltid hele
cellevekst	fra gruppe av 1-7 celler (‘meristematisk kant’)	tetragonisk apikal celle	tetragonisk apikal celle
rhizoider	encellete	encellete eller mangler	flercellete
(blad)celleform	rundaktige	rundaktige	oftest avlange
(blad)cellehjørner	ikke fortykket	ofte fortykkete med trigoner	+/- fortykkete uten trigoner
bladnerve	(har ikke blad)	mangler	oftest til stede
membranavgr. oljelegemer	mangler	finnes oftest	mangler
plastider	1 (-flere), oftest med en pyrenoid	mange	mange
spalteåpninger	finnes	mangler	mangler
Sporofytt			
seta	mangler	kortlevde av hyaline, tynnveggete celler	langlevde av tjukkveggete celler (eller mangler)
spalteåpninger	finnes	mangler	finnes
kapsel	lang og smal, med kontinuerlig vekst fra basalt meristem, åpner seg langs to spalter festet basalt	kuleformet, sprekker opp i 4-8 fliker	kuleformet til sylindrisk, åpner seg oftest med lokk,
steril midtsøyle (kolumella)	finnes	mangler	finnes
sterile celler mellom sporene	pseudoelaterer (forklaring i teksten)	elaterer (forklaring i teksten)	mangler

NÅLKAPSELMOSER (KLASSE ANTHOCEROTOPSIDA = PHYLUM ANTHOCEROPHYTA)

Nålkapselmoser (figur 8) er trolig en av de eldste nålevende grupper av landplanter. I Norge finnes det bare to arter (*Anthoceros agrestis* - svartnål, *Phaeoceros carolinianus* - gulnål). Begge disse artene vokser på åpen mark i Sør-Norge, er sjeldne, og er derfor på den nasjonale rødlista. Totalt i verden finnes det om lag 80 arter fordelt på 6 til 11 slekter, avhengig av slektsoppfatning (de lærde strides!). Den nålformete sporangiet har gitt navn til klassen.



Figur 8. Nålkapselmoser (Klasse Anthocerotopsida, gulnål (*Phaeoceros carolinianus*). Til venstre foto av levende plante. Til høyre: 1: Thallus med antheridier (klumper på oversiden av thallus) og ni sporofytter. 2: Detalj av thallusepidermis med spalteåpning. Alle celler inneholder en kloroplast med en pyrenoid. 3: Detalj av enden av en thallusflik, med meristematiske celler.

Nålkapselmosene er den gruppen av landplanter som har flest strukturelle fellestrekk med alger (kloroplaster med pyrenoider og diverse biokjemiske egenskaper). Lokalisering av enzymet *rubisco* i pyrenoidene og mangel på grana-membraner i kloroplasten (thylakoid-membraner i stabler karakteriserer landplantene, jfr. figur 8.2 i Bio1000-læreboka) er trolig primitive trekk (plesiomorfier) og knytter nålkapsel-mosene til kransalgene. Nålkapselmosene har også en rekke egenskaper felles med levermosene (for eksempel thalloid bygning, struktur av anteridiene). Nålkapselmosene har også felles trekk med bladmosene (begge har kolumella, dvs. et sterilt vev plassert sentralt i sporangiet og forekomst av spalteåpninger).

Pseudoelaterer, en- eller flere-cellete med glatte eller spiralvridde fortykkinger, produseres i sporangiet, men ikke fra søstercellen til sporemorcellen som hos levermosene. Sporangiet sprekker opp etter to langsgående sprekker. Pseudoelaterene og kolumella hindrer sporene i å klumpe seg, og hjelper derfor til med sporespredningen. Ingen andre moser har kontinuerlig utvikling av sporangiet fra et basalt meristem. Alle stadier av sporeutvikling fra udifferensierte celler til sporemorceller og til gradvis mer modne sporer finnes innen ett enkelt nålkapselmose-sporangium. Dette gir en konstant sporeproduksjon som sørger for spredning gjennom hele vekstsesongen.

I motsetning til hos andre moser har nålkapselmosene ingen blad, skjell eller utvendige gametangier. Det kan være at flyttingen av organer og prosesser til innsiden av thallus representerte en adaptiv nyskaping som gjorde nålkapselmosene i stand til å takle uttørking og til å reprodusere seg på land. Gametangier (anteridier og arkegonier) og kolonier av *Nostoc* (nitrogenfikserende blågrønn-bakterier) er lukket inne i thallus, og fotosyntese-aktivitet er lokalisert i det relativt udifferensierte cellevevet (*parenkym*) i thallus. Som en kuriositet kan det nevnes at endomykorrhiza (vesicular-arbuscular, som hos lyng) er vanlig i indre deler av thallus (de første landplantene hadde som nevnt sannsynligvis mykorrhiza). Liten størrelse, hurtig livssyklus, og utforming av indre strukturer kan være nøkkelen til at denne relativt isolerte gruppa har overlevd gjennom millioner av år.

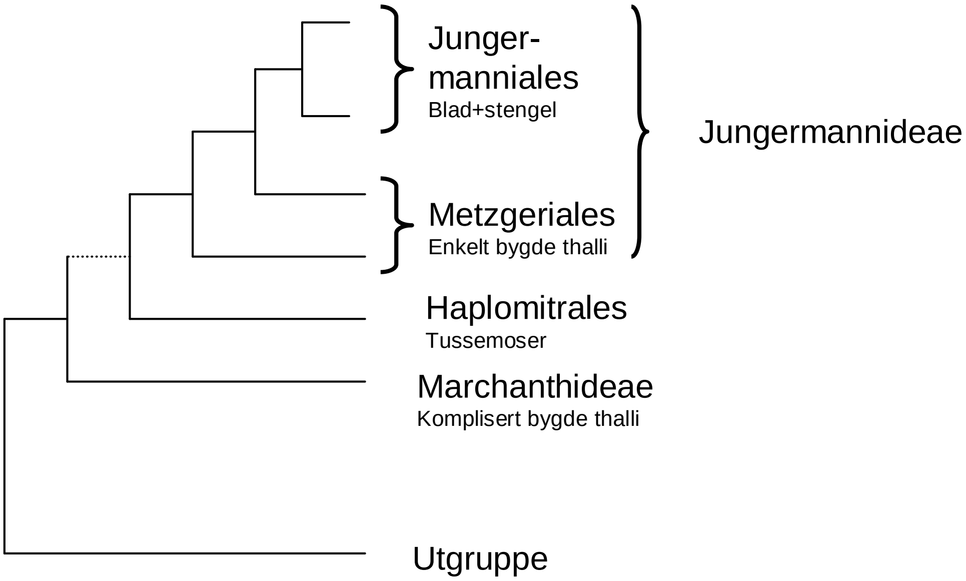
Nålkapselmosene er en altså en liten, morfologisk distinkt gruppe av landplanter som utviklet seg tidlig i plantenes kolonisering av land.

LEVERMOSER (KLASSE MARCHANTIOPSIDA = PHYLUM HEPATOPHYTA)

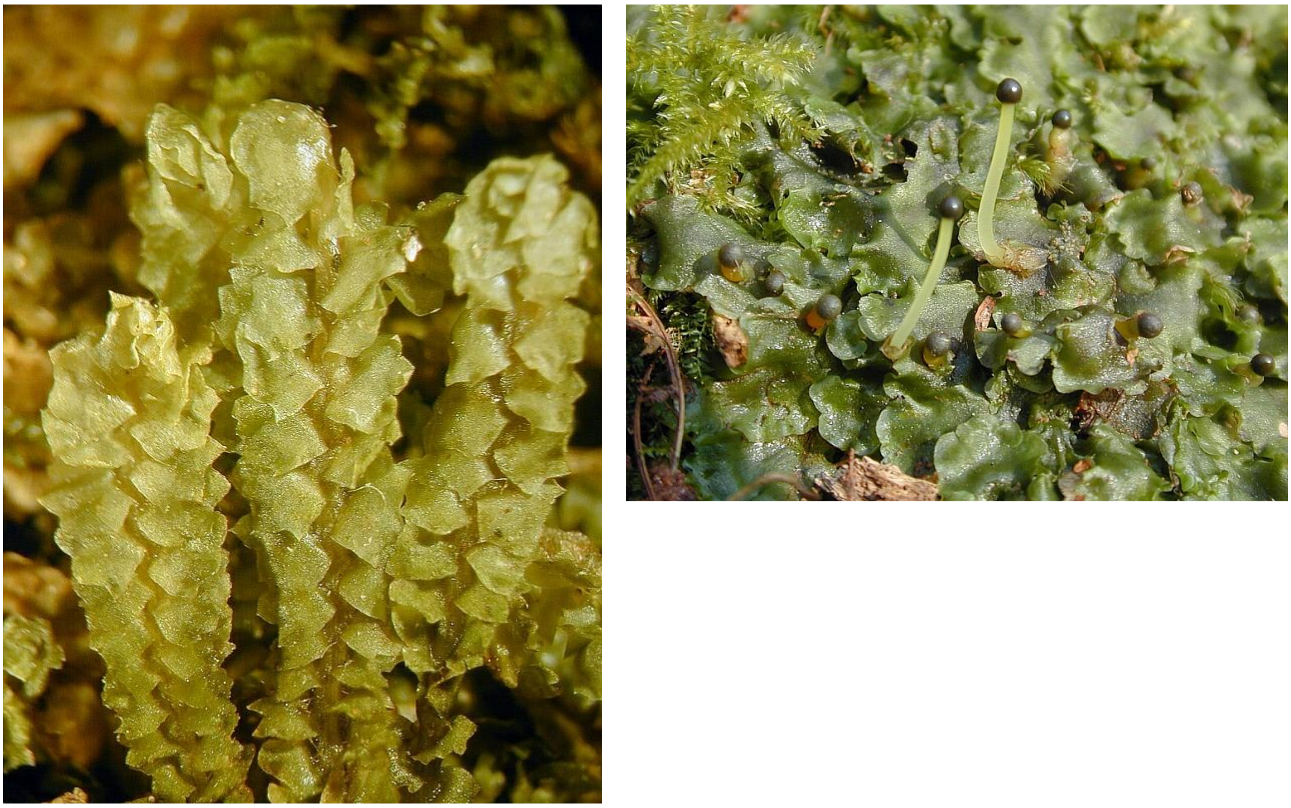
Dette er en morfologiske heterogen gruppe. Tradisjonelt har levermoser har vært delt i tre grupper:

(1) De thalloide (altså ikke differensiert i stengel og blad) – med komplekst thallus: det vil si med porer, luftkammere og differensiert vev.
(2) De thalloide – med enkelt thallus: mangler porer og luftkammere, vevet er udifferensiert (unntatt at noen utvikler distinkte midtribber på thallus).
(3) De som er differensiert i blad og stengel.

Et fylogenetisk tre med de basale forgreiningene er presentert i figur 9.


Junger-
manniales
Blad+stengel
Jungermannideae
Metzgeriales
Enkelt bygde thalli
Haplomitrales
Tussemoser
Marchanthideae
Komplisert bygde thalli
Utgruppe

Figur 9. 'Ryggraden' i et fylogenetisk tre for levermosene, basert på 12 molekylære markører fra kjerne, kloroplast og mitokondrier. Stiplet linje indikerer usikkerhet knyttet til plasseringen av Haplomitriales (tussemoser) i treet.



Figur 10. Til venstre: Eksempel på en levermose differensiert i stengel og blad (Gåsefot-skjeggmose. *Barbilophozia lycopodioides*). Til høyre: Eksempel på en thalloid (enkelt bygd) levermose (Vårmose, *Pellia epiphylla*). Sistnevnte viser også sporofytten med kortlevd gjennomskinnelig stilk (seta) og svart kuleformet sporangium. Begge hører hjemme i underklassen *Jungermanniidae.*

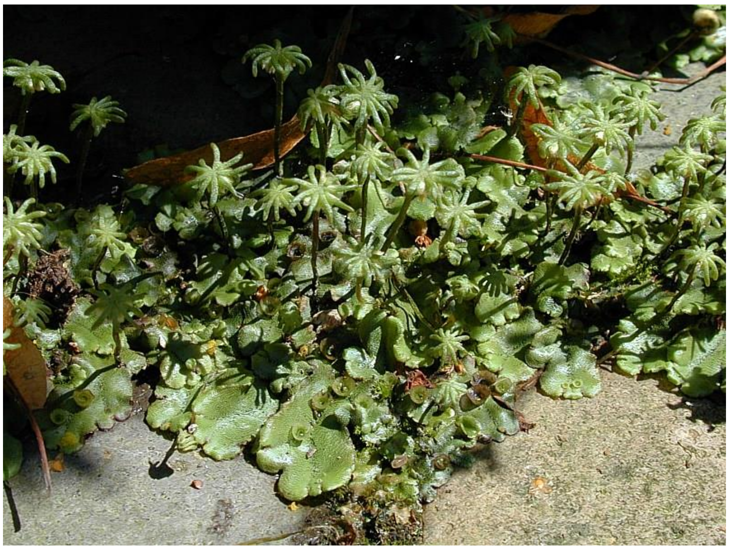
Morfologiske og molekylære undersøkelser viser at enkelt bygde thalloide levermoser er mer i slekt med levermoser som er differensiert i blad og stengel enn med arter som har komplekst bygde thalli. Derfor er levermosene vanligvis inndelt i to underklasser: *Marchantiidae* (med komplekst bygde thalli) og *Jungermanniidae* (med enkelt bygde thalli eller differensiert i stengel og blad, se figur 9 og tabell 3). Innen *Jungermanniidae* kommer orden *Jungermanniales* ut som en egen monofyletisk gruppe, mens orden *Metzgeriales* kommer ut med to sidegreiener (og er derfor parafyletisk).

Det fylogenetiske treet viser at orden *Haplomitriales* – tussemosene - står i en mellomstilling mellom de to underklassene (men blir i det følgende ført til underklasse Jungermanniidae).

De to underklassene *Jungermanniidae* og *Marchantiidae* skiller seg i en rekke karakterer som er oppsummert i Tabell 3.

Tabell 3. Sammenlikning av levermoseunderklasser.

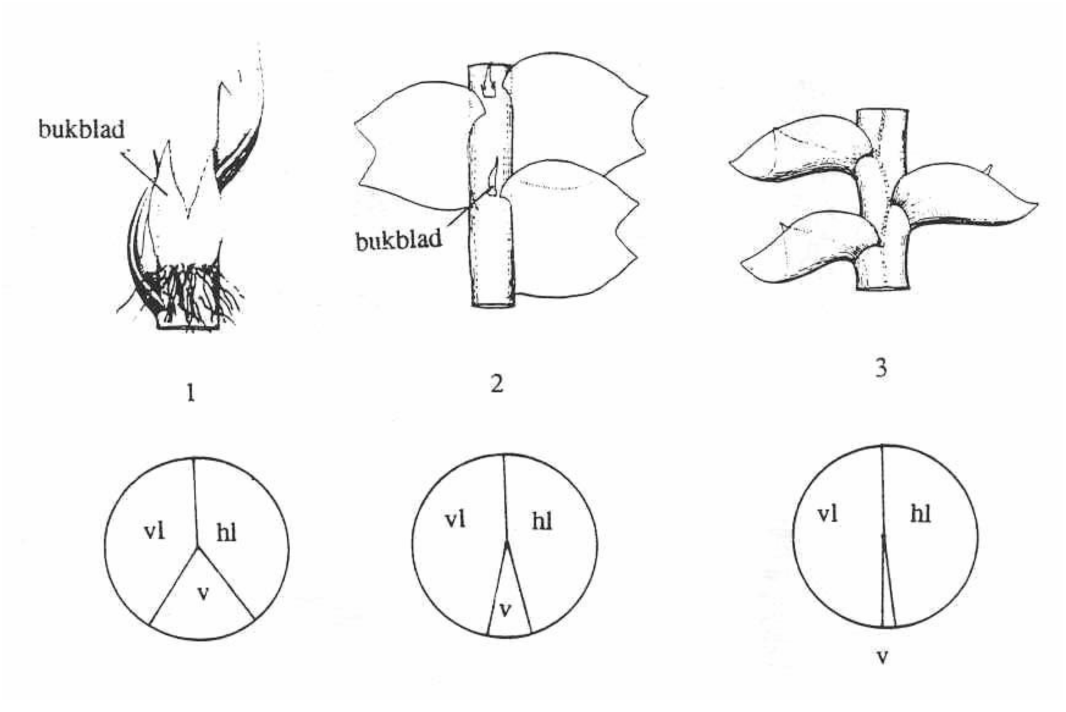
Karakter	**Jungermanniidae**	**Marchantiidae**
Gametofytt		
organisering	de fleste differensiert i stengel og blad, thalloide former aldri med luftkammere	alle er thalloide, oftest med luftkammere
rhizoider	glatte (hvis de finnes)	to typer: glatte og med vorter på innsiden av celleveggen
celledifferensiering	ingen, alle med oljelegemer og kloroplaster	to typer: de fleste med kloroplaster, et fåtall med et stort oljelegeme
plassering av gametangier	direkte på gametofytt, oftest i grupper omgitt av omdannete og ofte sammenvokste blader	ofte på 'tvareformet' (Figur 11) utvekst fra gametofytten (gametangiofor)
Sporofytt		
Seta	oftest lang	kort eller helt redusert
kapselvegg	(1-)2-10 cellelag tykk	1 cellelag tykk
kapseloppsprekking	i 4 fliker fra topp mot basis; med kompleks oppsprekkingsmekanisme	oftest uregelmessig, med lokk eller uten åpningsmekanisme
spore:elater-forhold	høyere enn 4:1	4:1
spore-form	runde	med tre flate innervegger og en krummet yttervegg
størrelse	små; (16-)18-25(-100) µm	store; 40-150 (-200) µm
sporespredning	oftest vindspredd	vannspredd (unntak *Marchantia*)



Figur 11. Tvaremose (*Marchantia*) med tvareformete gametangiebærer (gametangioforer). Hører til i underklasse Marchantiidae.

Underklasse Jungermanniidae

Gametofytten hos *Jungermanniidae* har oppstått fra en radiærsymmetrisk grunntype med blad i tre rekker, avsatt ved tilvekst av en tetraedrisk endecelle med tre utadvendte sideflater. Moseskudd av denne typen får derfor tre delstrukturer, som kalles *merofytter* (figur 12), der hver merofytt består av celler som er dannet fra en tredjedels stengelsektor og de bladene som er avsatt fra en og samme endecelle-sideflate. Bladene fra en merofytt er plassert i en rekke.



Figur 12. Underklasse Jungermanniidae: Reduksjon av den ventrale merofytten; øverst skudd sett fra buksida, nederst den relative størrelsen av de to laterale (vl, hl) og den ventrale (v) merofytten.

Forskjeller mellom ordener
De tre ordenene i underklassen er sammenliknet i tabell 4.

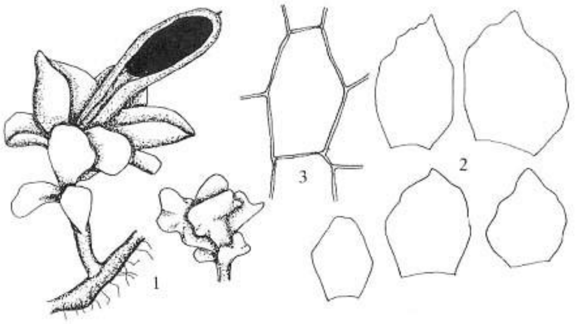
Tabell 4. Sammenlikning av ordener i underklasse *Jungermanniidae*.

Karakter	Haplomitrales	Metzgeriales	Jungermanniales
Gametofytt			
organisering	± radiærsymmetrisk, bladet skudd, 3 like store merofytter	avflatet, vanligvis thallus-formet	varierende fra ± radiær-symmetrisk (3 like store merofytter) til avflatet ved trinnvis reduksjon av den ventrale merofytten
rhizer	mangler	til stede, spredt på undersida	til stede, ofte i knipper
trigoner i cellene	mangler	mangler	oftest til stede
plassering av gametangier	spredt i bladhjørner	på thallus	endestilt på skudd, omsluttet av spesielle blader
Sporofytt			
sporangievegg	1 cellelag tykk	2-5 cellelag tykk	2-10 cellelag tykk

Ordenene *Jungermanniales* og *Metzgeriales* viser stor variasjon i morfologiske strukturer, særlig synes det som om evolusjon av arter differensiert i stengel og blad og mer eller mindre thalloide former har skjedd uavhengig flere ganger i begge ordener. I orden *Jungermanniales* antas skudd med blad å være den opprinnelige tilstanden, mens moser med mer eller mindre thalloid utseende har utviklet seg ved sammenvoksning av blad. I *Metzgeriales*, der thalloide former dominerer, har de antatt mest primitive representantene (f.eks. leirlurv, *Fossombronia*; Figur 15 1-3, 16) skudd med blad.

Orden Haplomitrales - tussemoseordenen

Som det går fram av det fylogenetiske treet finnes en spesiell orden (Haplomitrales) som er søster-gruppe til resten av underklassen Jungermanniidae. Denne ordenen har én norsk art: Tussemose (*Haplomitrium hookeri,* figur 13). Denne er differensiert i stengel og blad og har en viss indre differensiering med vannledende vev.



Figur 13. Tussemose *Haplomitrium hookeri*. Gametofytt med anteridium (1), bladformer (2) og bladceller (3).

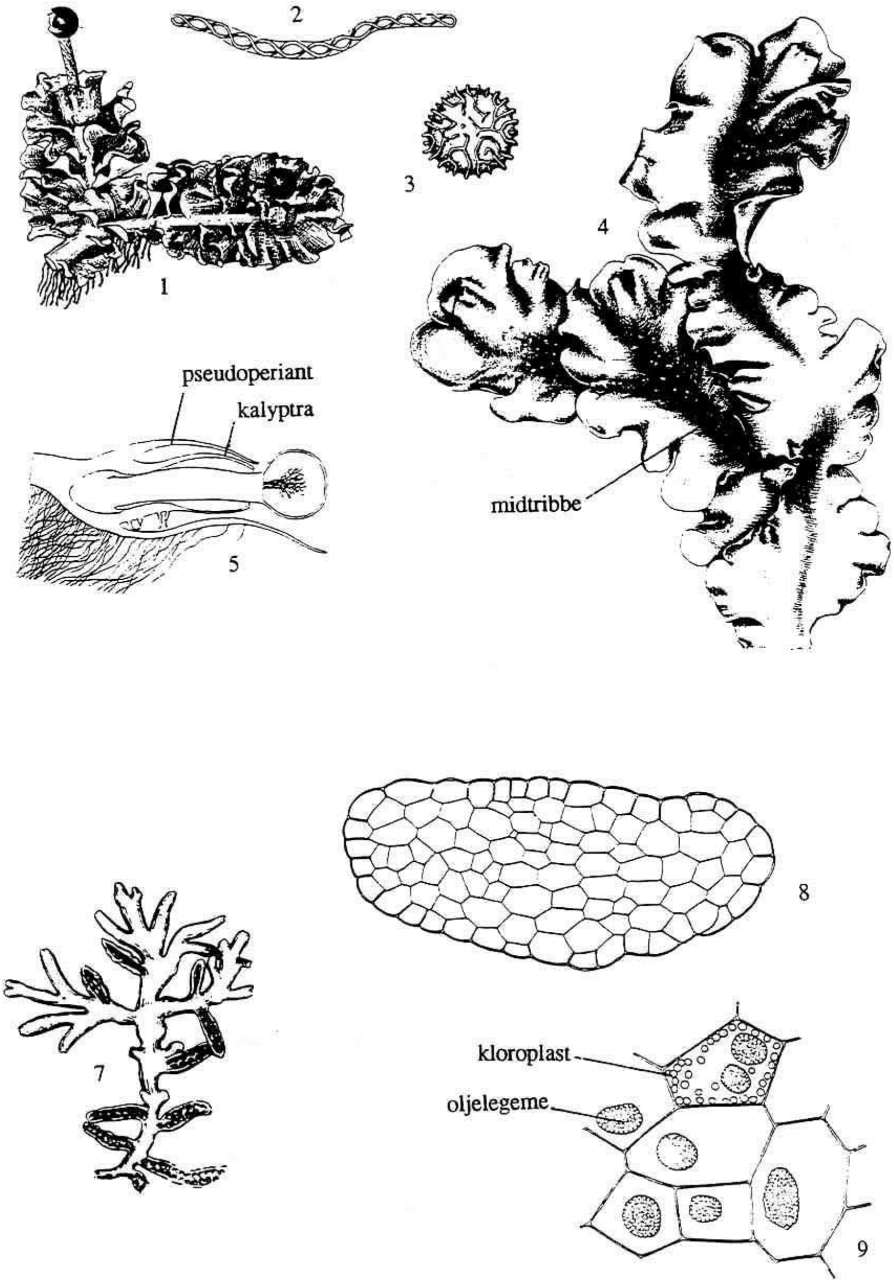
Artene i slekten har en opprett, radiærsymmetrisk gametofytt (figur 13) der tilveksten skjer ved deling av en apikalcelle med tre flater, som avsetter tre identiske merofytter (jfr. figur 12). Gametangiene (arkegonier og anteridier) sitter åpent og spredtstilt på stengelen. Selv om gruppen antas å være primitiv, finner vi flere karakterer som antas å være avledet, blant annet forekomsten av en enlaget sporangievegg. Det er fortsatt usikkert hvilket slektskap tussemosene har til de andre levermosene.

Orden Metzgeriales - gulbandordenen

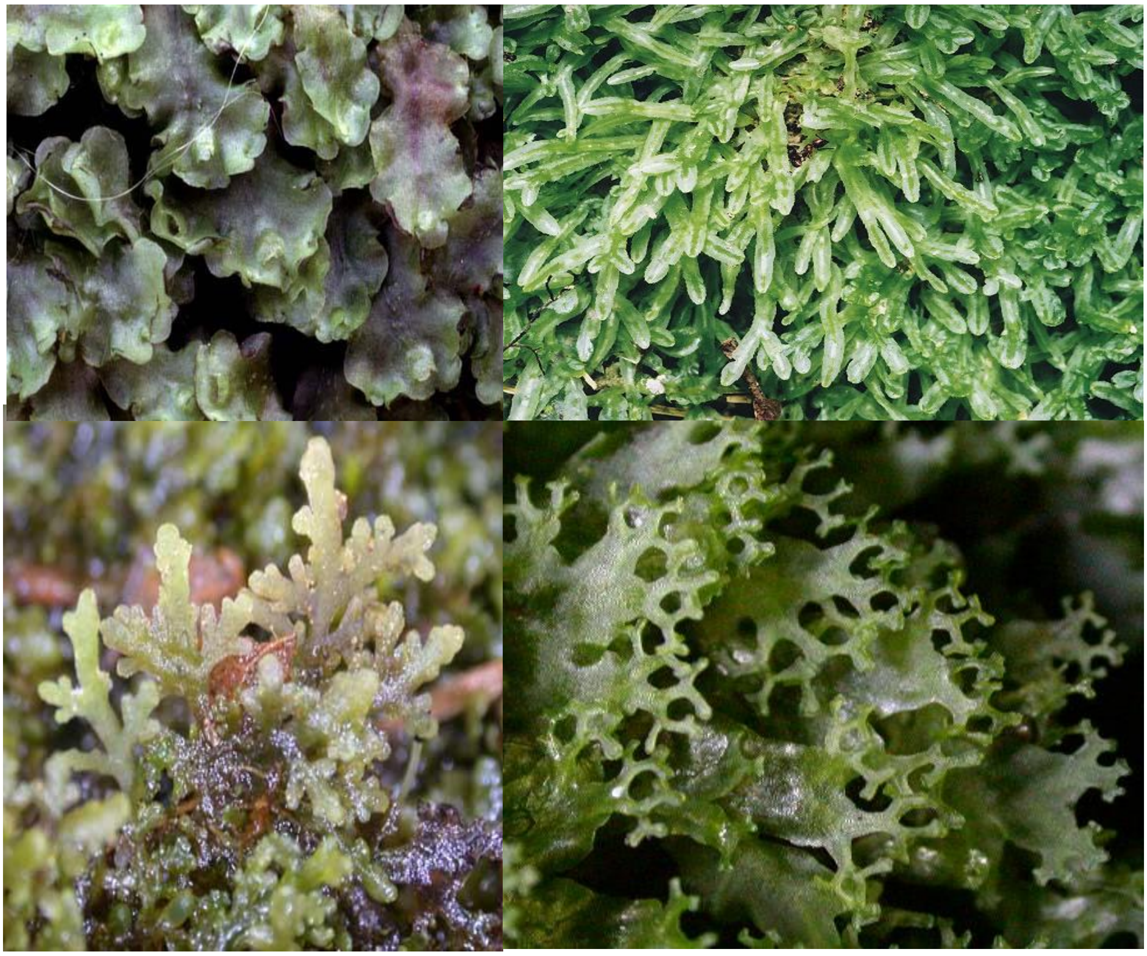
Vi finner en klar overvekt av antatt primitive karakterer i *Metzgeriales*, for eksempel mangelen på trigoner og mangel på spesialiserte *gemmae* (yngleknopper).

Ellers varierer thallus sterkt i utseende (figur 14, 15), og gruppen er neppe fylogenetisk. Noen har tydelig midtribbe andre mangler. Hos noen av de antatt mest primitive slektene (f.eks. lurvmosene, *Fossombronia*, 2 arter i Norge, stor slekt i tropiske strøk), finner vi skudd med uregelmessige, mangeflikete blad i to rekker.

Gametofytten er oftest ± tydelig gaffelgreinet, men kan i antatt spesialiserte grupper være gjentatt greinet (f.eks. saftmoser, *Riccardia,* figur 14 7-9). Det fylogenetiske treet, basert på DNA-analyser (Figur 9) splitter *Metzgeriales* opp i to grupper. Den ene gruppen inkluderer blant annet lurvmoser (*Fossombronia*) og vårmoser (*Pellia*). Den andre gruppen inkluderer blant annet saftmoser (*Riccardia*) og båndmoser (*Metzgeria*). Artene er avbildet på figur 15.


2
1
3
4
pseudoperiant
kalyptra
midtribbe
5
8
7
kloroplast
oljelegeme
9

Figur 14. Representanter for orden Metzgeriales. 1: Gametofytt med en sporofytt. 2: Elatere. 3: Spore. 4-5. Vårmose, (*Pellia* sp.) 4: Gametofytt med midtribbe. 5: Lengdesnitt gjennom thallus og ung sporofytt, med pseudoperiant og kalyptra. 7-9. Saftmose (*Riccardia palmata*) 7: Gametofytt (♂) med antheridier. 8: Tverrsnitt gjennom thallus. 9: Thallusceller; oljelegeme (et per celle) inntegnet i alle celler, kloroplaster inntegnet i den øverste cella.



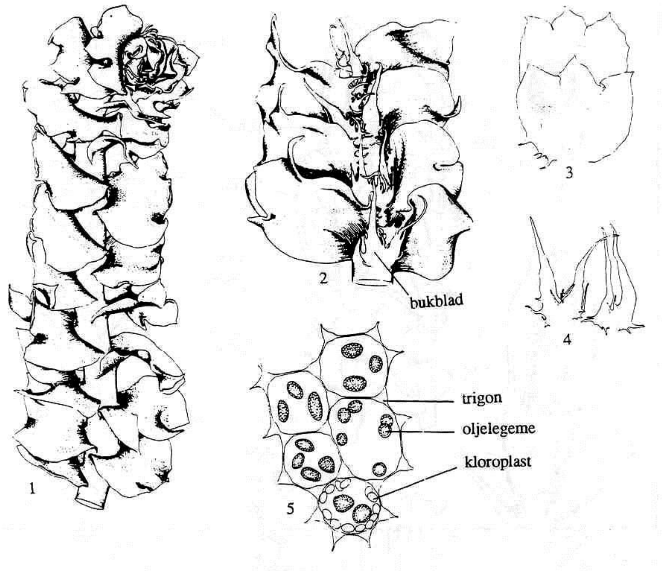
Figur 15. Representanter for orden Metzgeriales som vi finner i norsk flora. Øverst til venstre: Vårmose (*Pellia epiphylla*) som vokser på fuktig jord under skygge av trær, oftest langs bekker, i kystnære strøk nord til Møre. Øverst til høyre: Gaffelgulband (*Metzgeria furcata*) som vokser på trestammer og stein under skygge av trær i kystnære områder nord til Troms. Nederst til venstre: Fjøresaftmose (*Riccardia multifida*) som vokser i sumpområder og rikmyr, i kystnære områder nord til Nordland. Nederst til høyre: Leirlurv (*Fossombronia wondraczekii*), denne mosen finner vi som små lysegrønne kolonier på fuktig leire, for eksempel i grøfter og hjulspor, langs kysten i Norge nord til Nordland.

Orden Jungermanniales - sleivmoseordenen

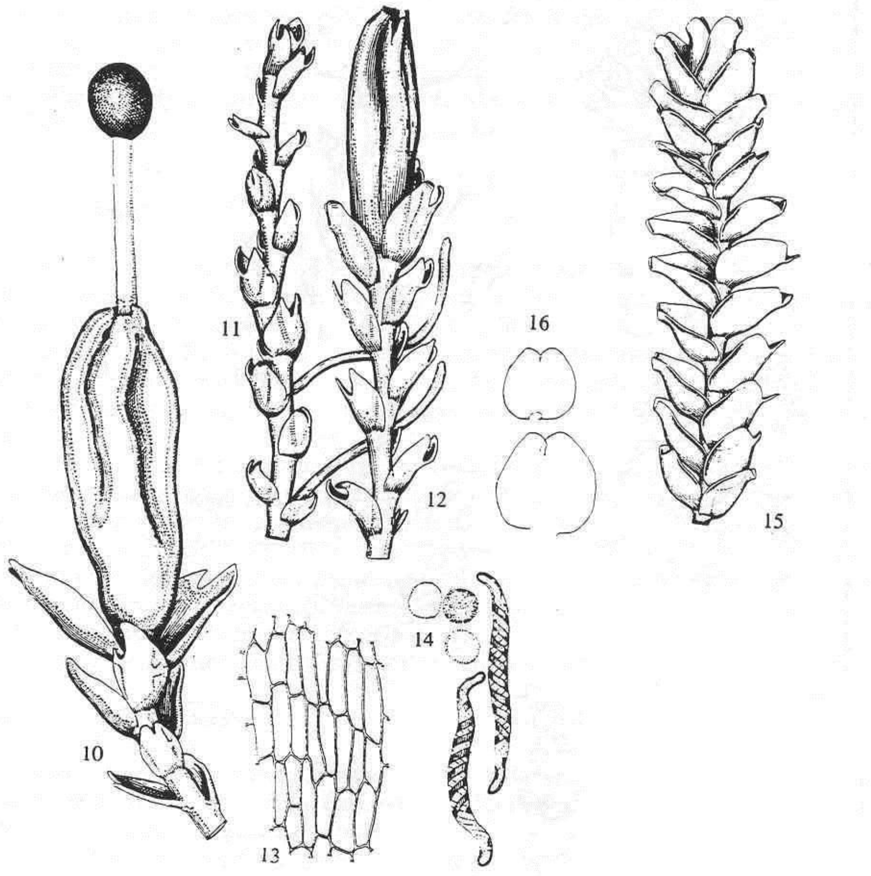
Dette er den største gruppa av levermoser. De vokser i de fleste terrestriske og akvatiske habitater, men diversiteten er helt klart høyest i fuktige habitater, som f. eks. i tropiske regnskoger. Mange arter vokser på trestammer, og i tropiske strøk kan de til og med vokse epifyllisk, det vil si på bladene til trær og busker, i skyggefulle og fuktige skoger. I lavlandsskoger ved ekvator har man funnet så mange som 20 levermose-arter på ett eneste blad.

Skuddbygningen hos arter innen *Jungermanniales* varierer sterkt. Differensiering av merofytter på gametofytten varierer. Utgangspunktet er som nevnt, et opprett skudd med tre like store merofytter, som etter hvert utvikler seg til to laterale (sidestilte) merofytter og en ventral (bukstilt) merofytt (jfr. figur 12). Innen denne ordenen finner vi aldri tre perfekt identiske blad produsert fra hver merofytt (som f.eks. hos tussemose, *Haplomitrium*). Hos snømose, *Anthelia* er riktignok bladene på den ventrale merofytten, *bukbladene* (Figur 18 3), nesten like store som sidebladene. Opprinnelig hadde den ventrale og de to laterale merofyttene samme funksjon (fotosyntese), men ved overgangen til nedliggende vokseform ble lystilgangen til bukbladene redusert merofytten, slik at de etter hvert reduseres og ikke lenger deltar i fotosyntese. Samtidig med reduksjonen av bukbladene har den ventrale merofytten fått en ny funksjon, å forankre skuddet i substratet ved hjelp av rhizoider. Ofte finner vi en tett rhizoidmatte fra skuddets bukside. Endepunktet for den evolusjonære reduksjon av den ventrale merofytten finner vi hos *Pleurozia* (en art, purpurmose, *P. purpurea*, som finnes på Vestlandet). Her har den apikale vekstcellen bare to sideflater.

Bladformen varierer sterkt i *Jungermanniales* (figur 16-19), og ofte er de flikete. Bladcellene gir viktige karakterer ved identifikasjon av arter innen ordenen: Størrelse, utvikling av trigoner (hjørnetrekanter, figur 6A), oljelegemenes morfologi (størrelse, farge, antall segmenter, antall, figur 6B) og kloroplastenes plassering.



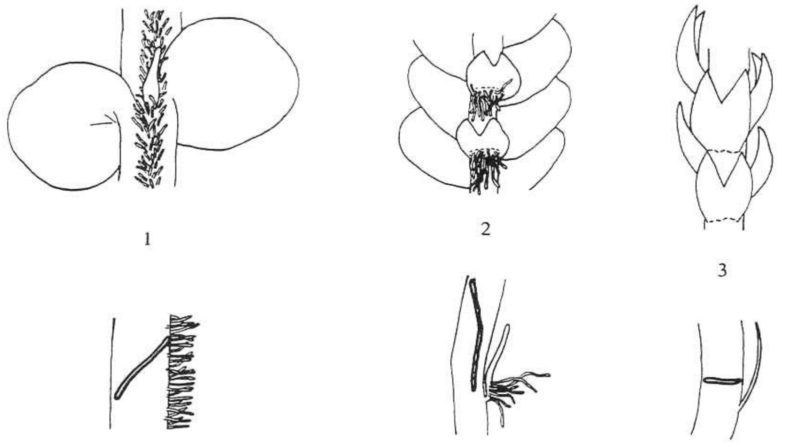
Figur 16. Orden Jungermanniales. 1-5. Skjeggmose (*Barbilophozia*). 1: Skudd, sett fra dorsalsida (som vender opp mot lyset). 2: Skudd, fra ventralsida (som vender ned mot bakken). 3: Dorsalt blad. 4: Bukblad. 5: Bladceller med oljelegemer og (i nederste celle) kloroplaster.



Figur 17. Orden Jungermanniales. 10: Skudd med periant og sporofytt, fra ventralsida. 11: Skudd (♂), med to «flageller», sett fra dorsalsida. 12: Skudd (♀), med periant, fra dorsalsida. 13: Bladceller (oljelegemer mangler) 14: sporer og elaterer. 15: Skudd. 16: bukblad.

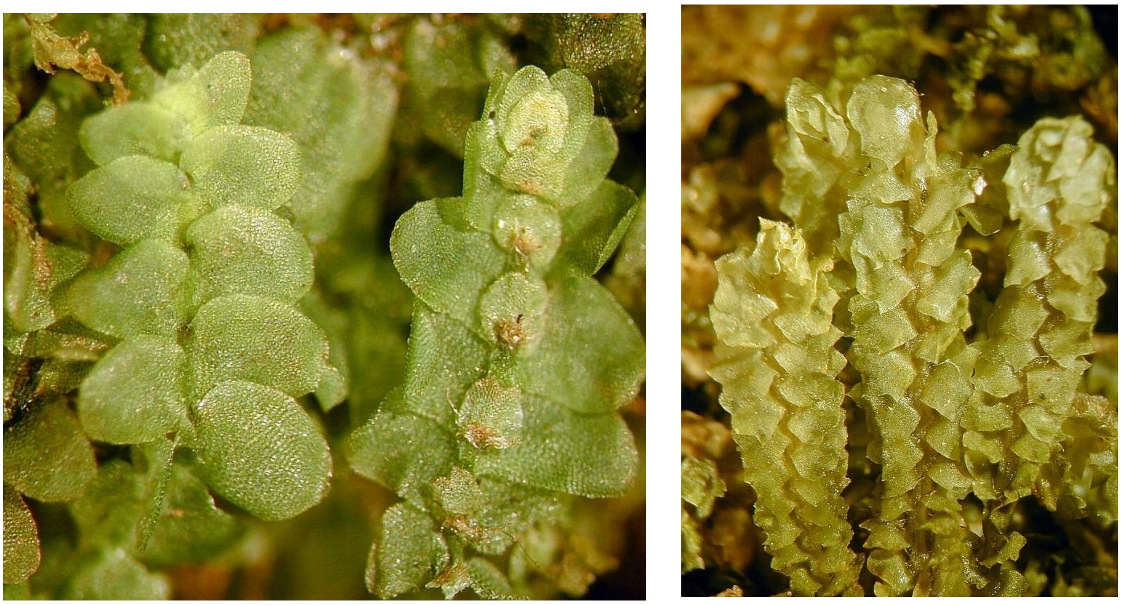
Bladinnsetning og bladorientering.

Med bladinnsetning mener vi bladets festelinje på stengelen, den kan være skrå (Figur 18 1-2) eller tverr (Figur 18 3). Bladinnsetning er viktig når en skal identifisere levermoser som er differensiert i stengel og blad. Gjennom evolusjonen har bladinnsetningen endret seg i forhold til det primitive utgangspunktet (tverr bladinnsetning) ved planforskyvninger.



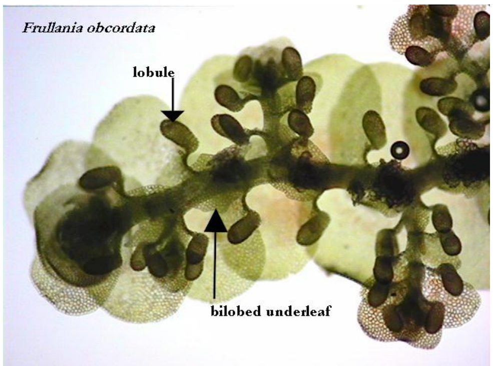
Figur 18. Orden Jungermanniales: Bladinnsetninger; øverst skudd sett fra buksida, nederst bladets festelinje på stengelen, sett fra siden og med buksiden vendt mot høyre.
1: Skrå: Muslingmose (*Mylia*)
2: Skrå: Flakmose (*Calypogeia*)
3: Tverr: Snømose (*Anthelia*).

Når bladinnsetningen er skrå, finnes to hovedtyper: *overliggende* (figur 19 til venstre) og *underliggende* (figur 19 til høyre). Overliggende blad ligger på en slik måte at dersom vi ser skuddet fra dorsalsida (med bukbladene ned), vil hvert blad dekke over det bladet som ligger nærmere skuddspissen. Underliggende blad ligger derimot som takstein; hvert blad dekker over det bladet som ligger nærmere skuddbasis.



Figur 19. Til venstre, flakmose (*Calypogeia integristipula*), en levermose med overliggende blad (henholdsvis rygg- (dorsal-)side og buk- (ventral-) side. Til høyre, gåsefot-skjeggmose (*Barbilophozia lycopodioides*), en levermose med underliggende blad (som takstein).

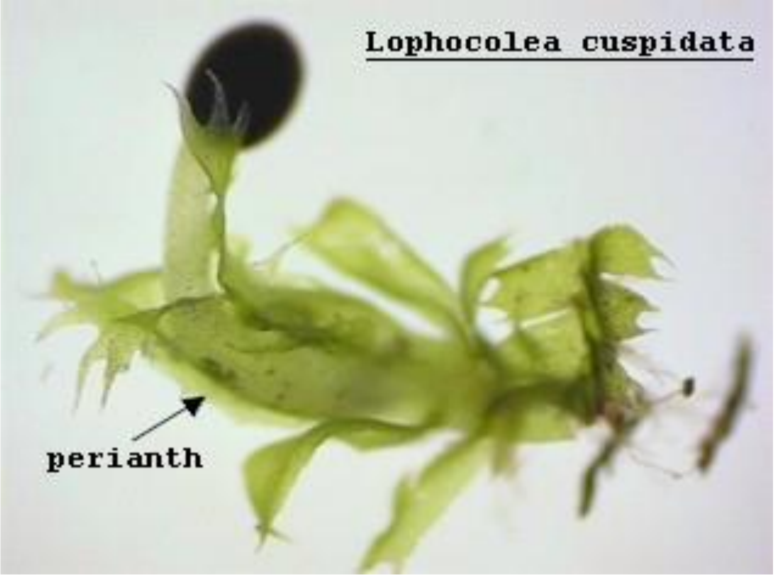
Man antar at under- og overliggende blad har oppstått gjentatte ganger fra tverr bladinnsetning. Imidlertid har det også gjennom evolusjonens løp oppstått flere typer av komplekse blad; det vil si blad med avvikende form og/eller innsetting. De mest ekstreme eksemplene blant levermosene har i utgangspunktet hatt asymmetrisk toflikete blad, hvor den ene fliken har utviklet blæreliknende vannbeholdere (Blæremose, figur 20). Dette har trolig gitt en maksimal vannlagringsevne. Mange moser med slike blad vokser på steder som kan tørke sterkt ut i perioder, og særlig mange av dem er epifytter og til og med epifyller. Trolig kan små forskjeller i vannlagringskapasitet være forskjellen på suksess eller fiasko på slike voksesteder.



Figur 20. Blæremose (*Frullania*) vokser på trestammer eller bergvegger og har komplekse blad med blærer som bidrar til å øke vannlagringskapasiteten. To arter i Norge.

Plassering av gametangier og beskyttelse av den unge sporofytten.

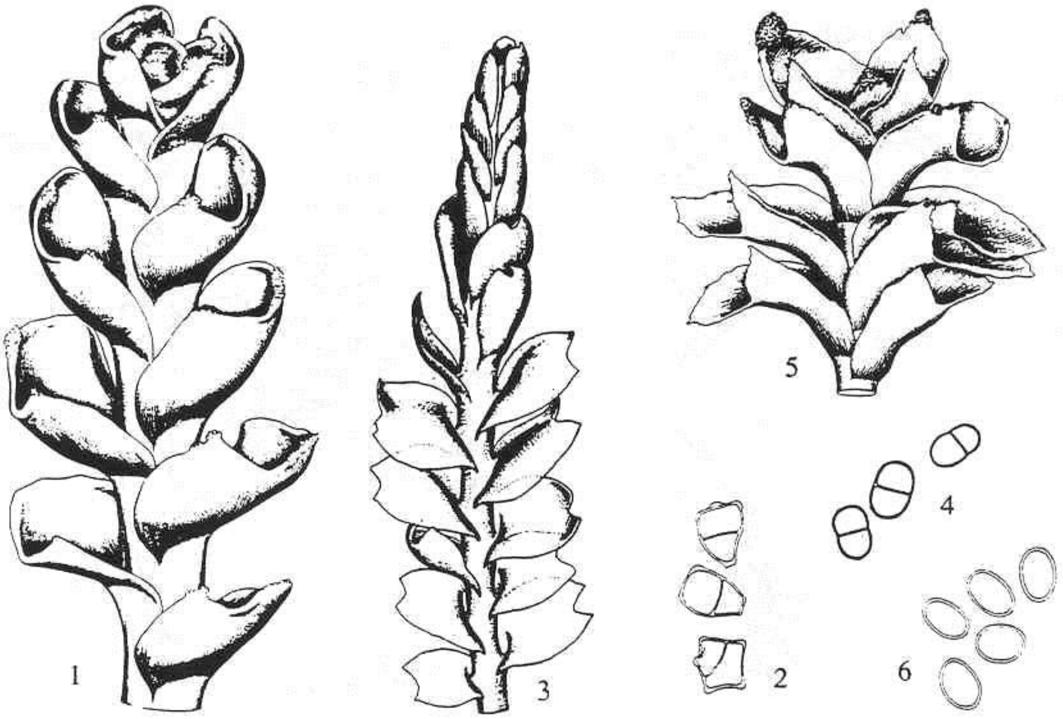
Anteridiene sitter innenfor et vanlig blad, mens de endestilte arkegoniene er beskyttet av spesielle blad. Etter befruktningen stimuleres vekstvev rundt arkegoniesamlingen til å danne et sylindrisk hylster (*periant*; figur 17, 21); som omslutter arkegoniet. (Periant er i likhet med *infloresens* en noe misvisende trem, det kommer fra gresk *peri* som betyr omkring, og *anthos* som betyr blomst – moser har ikke organer homologe med blomster!).



Figur 21. Tannmose (*Lophocolea*), sporofytt som er beskyttet av flikete 'periant-blad'.

Sporofytten innen orden Jungermanniales (Figur 17 10, 21) viser relativt liten variasjon. En viss variasjon finner vi i sporangiets form (varierende fra kulerund til avlang). Spredning av sporer skjer ofte hurtig når sporene og de hygroskopiske elaterene eksponeres ved rask åpning av sporangiet.

Vegetativ formering kan skje fra alle fragmenter av planten (fragmentering er mindre viktig som formeringsmetode hos levermoser enn f.eks. hos bladmoser), men en rekke arter har utviklet spesialiserte vegetative spredningsenheter; grokorn/yngleknopper (*gemmae*, figur 22). Disse består gjerne av tykkveggete enkeltceller som avsnøres fra kanten på modifiserte blad.

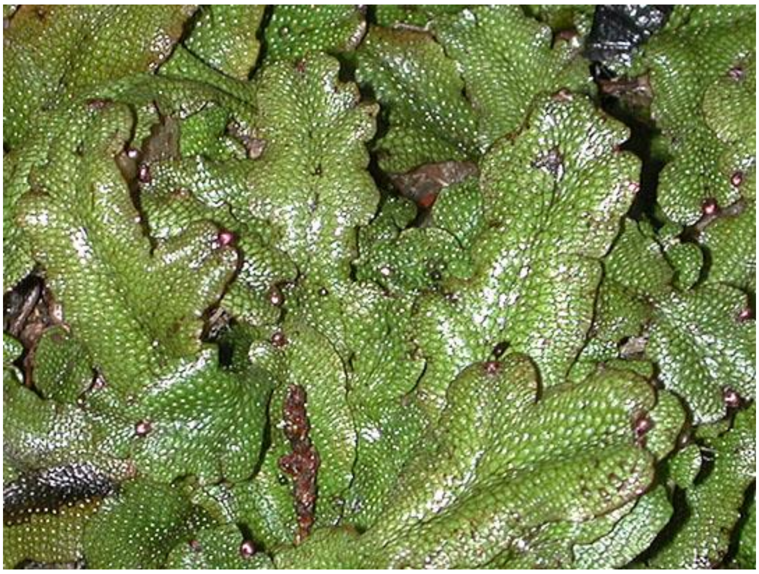


Figur 22. Orden Jungermanniales: Gemmabærende skudd (gemmae fra kanten av øvre blader) sett fra dorsalsida (1, 3, 5) og gemmae (2, 4, 6) hos flikmoser (*Lophozia*) og en trebladmose (*Scapania*). 1-2. *Lophozia wenzelii*. 3-4. *Lophozia heterocolpa*; gemmabærende skudd med reduserte blader. 5-6. *Scapania massalongi*.

Underklasse Marchantiidae

I forhold til *Jungermanniidae* er *Marchantiidae* en liten underklasse. Den klassiske morfologiske inndelingen er i tre distinkte ordener (se Tabell 1) med relativt få morfologiske fellestrekk. *Monocleales* og *Sphaerocarpales* er relativt spesialiserte moser med svært få arter. Ingen av disse finnes i Norge og vi skal ikke omtale dem nærmere. Orden *Marchantiales* omfatter hovedtyngden av slektene og artene innen underklassen *Marchantiidae*. Det er betydelig variasjon innen ordenen og slektskapsforholdene innad i gruppa er ennå ikke helt klarlagt.

Det som først og fremst kjennetegner orden *Marchantiales* er et thallus som er sterkere differensiert enn hos andre levermoser (figur 11, 23, 24, 25). Thallusundersiden er dekket av en *ventral epidermis* som er ett cellelag tykk. Over denne finner vi et kompakt cellelag med lagringsfunksjon. I det øverste cellelaget (*dorsal epidermis*) finner vi porer som leder inn til avgrensete *luftkamre* (en pore til hvert luftkammer). Rekker av klorofyllførende celler stiger opp fra luftkamrenes bunn. Thallus framstår som rutete (*areolert*), det er avgrensningen av luftkamrene, der de lyse partiene viser luftkamrene (figur 23).



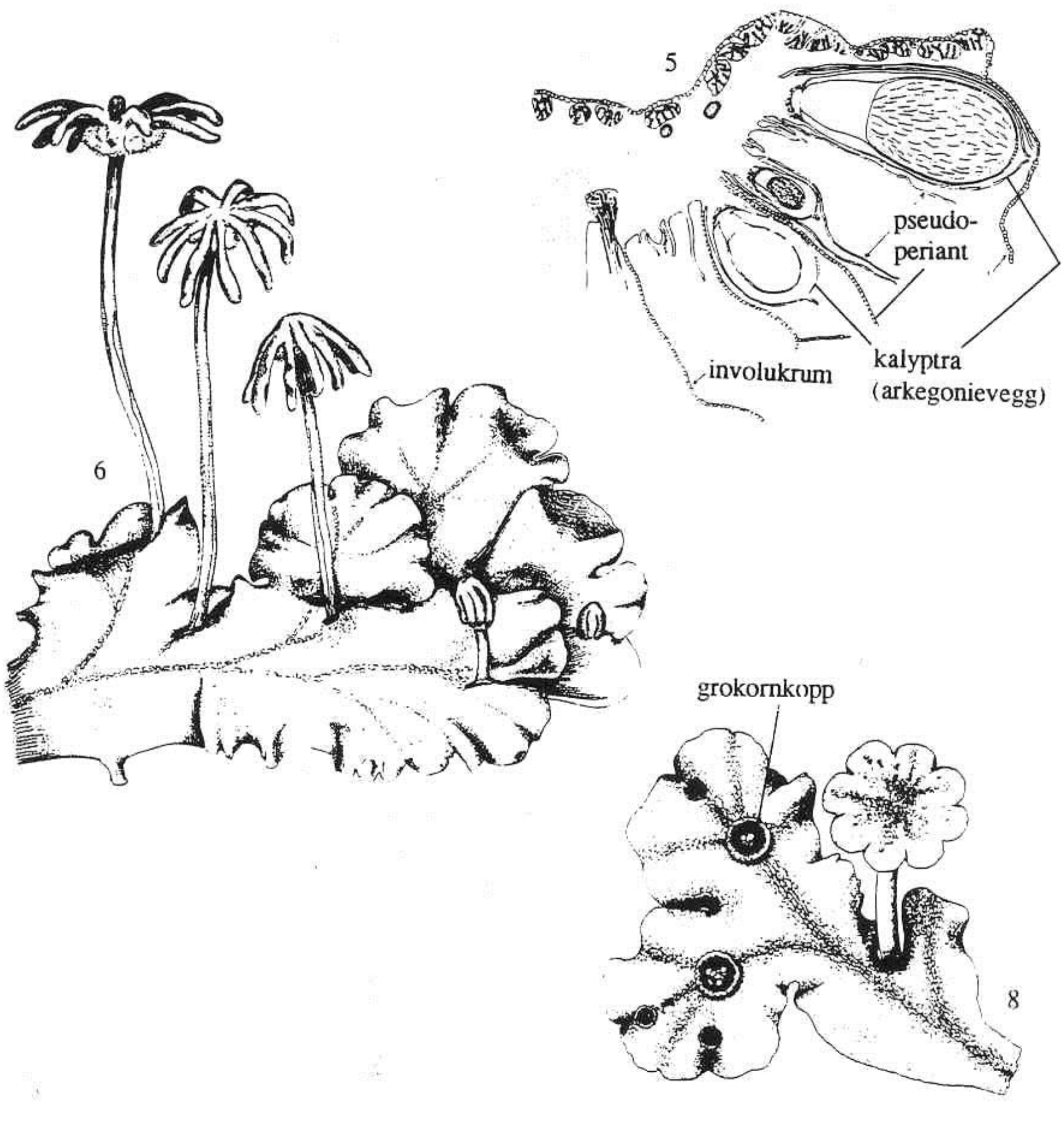
Figur 23. Krokodillemose (*Conocephalum conicum*), en lever-mose med såkalt areolert thallus (lyse partier viser luftkamre). Vidt utbredt i Norge på våte og skyggefulle steder.

I *Marchantiales* finner vi de beste tørketilpasningene hos levermosene; thallusdifferensieringen reduserer vanntapet. Disse mosene kan vokse på steder med direkte solinnstråling uten å bli skadet, og de er ofte de eneste levermosene på tørre steder.

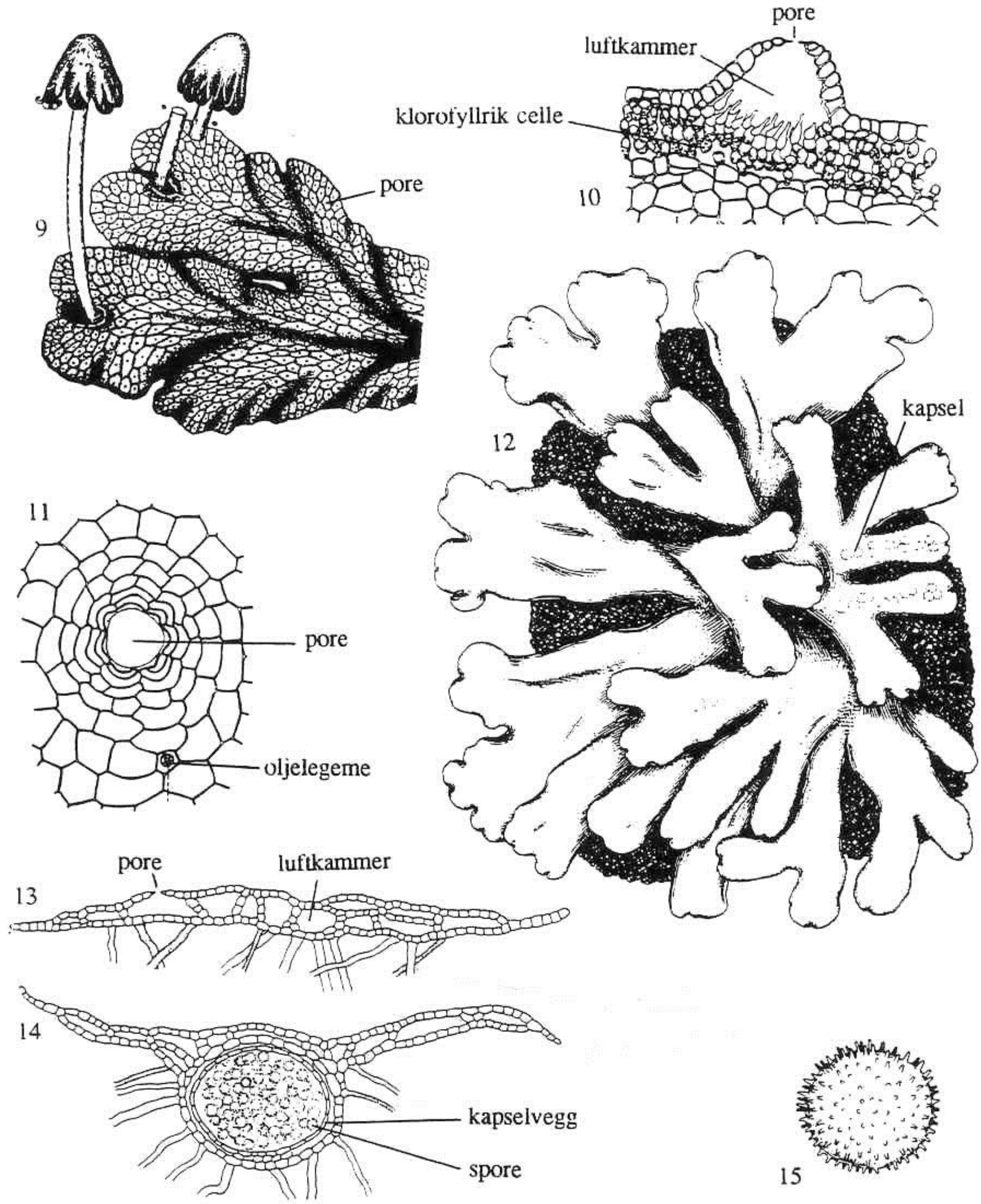
Gametangiene kan sitte enkeltvis på gametofyttens ryggside (primitivt trekk), men oftest er de samlet innenfor strukturer med beskyttelsesfunksjon. Hos mange representanter for *Marchantiales* forekommer samlinger av arkegonier på undersiden av en oppstigende arkegoniebærer (*arkegoniofor*) fra ryggsiden av thallus (figur 24 6). Typisk er den unge sporofytten beskyttet av arkegonieveggen (*kalyptra*), og utenfor dette finnes ytterligere et hylster (et *involukrum*; figur 24 5). Hos noen grupper er også anteridiene samlet på tilsvarende strukturer (*anteridiofor*; figur 24 8). En fellesbetegnelse for anteridiofor og arkegoniofor er *gametangiofor*.

Sporofytten består i prinsipp av en fot, en kort stilk (seta) og et sporangium i overensstemmelse med levermose-grunnplanet. Men modifikasjoner forekommer ikke sjelden. Disse innebærer oftest tap av stilk og reduksjon av kapselens åpningsmekanisme. Hos gaffelmosene (*Riccia*) er sporangiene plassert i hulrom i thallus (figur 25 14). Hos de mest reduserte *Riccia*-artene er også elaterene redusert og sporene blir først frigjort når thallus og sporangievegg råtner opp.

Vegetativ formering med spesialiserte spredningsenheter (gemmae) forekommer i noen slekter, for eksempel hos tvaremose (*Marchantia,* figur 24 8).



Figur 24. Orden Marchantiales. 5-8. Tvaremose, *Marchantia* spp. 5: Tverrsnitt gjennom toppen av arkegoniofor. Luftkamre er plassert like under thallusoverflaten. På undersiden sporofytter i ulike utviklingstrinn, med beskyttelsesstrukturer. 6: Plante (♀); thallus med arkegonioforer i ulike utviklingsstadier. 8: Plante (♂); thallus med grokornkopper (grokorn = gemmae) og anteridiofor (anteridier nedsenket i hulrom som munner ut på overflaten).

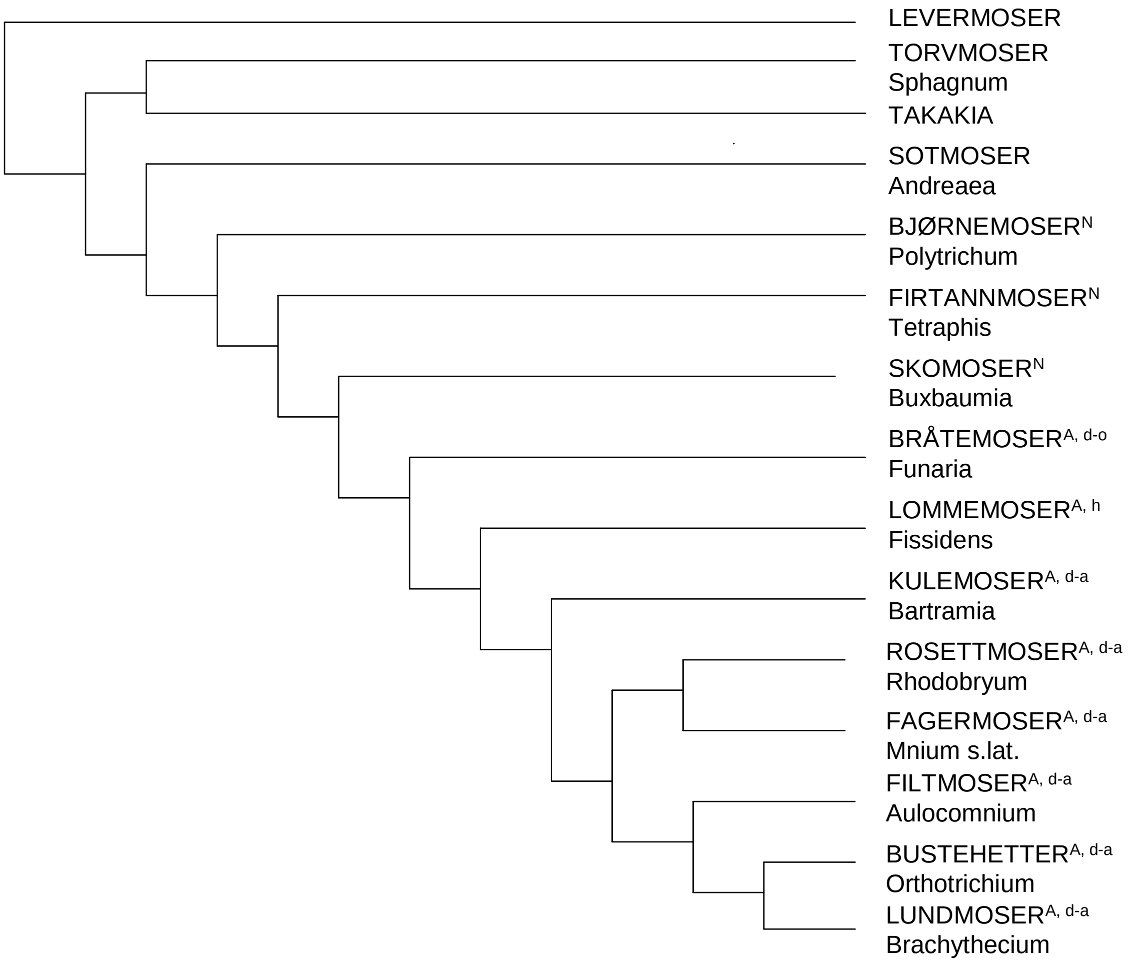

9
pore
pore
luftkammer
klorofyllrik celle
10
12
kapsel
11
pore
oljelegeme
pore
luftkammer
13
14
kapselvegg
spore
15

Figur 25. Orden Marchantiales. 9-11. Krokodillemose, *Conocephalum conicum*. 9: Areolert thallus med synlige porer og arkegoniofor. 10: Tverrsnitt gjennom thallus, dorsal del, med luftkammer under den dorsale epidermis 11: Thallus; dorsal epidermis med pore og celle med oljelegeme. 12-15. Rosettgaffelmose, *Riccia membranacea*. 12: Gruppe av thalli, innsenkete kapsler synlige som kuler på oversida av to thalli. 13: Tverrsnitt av thallusflik, med luftkamre og pore. 14: Tverrsnitt av fertilt & thallus gjennom kapsel. 15: Spore.

BLADMOSER (KLASSE BRYOPSIDA = PHYLUM BRYOPHYTA)

Figur 26 viser resultatet av en fylogenetisk analyse av bladmoser (Bryopsida) med levermoser (Marchantiopsida) som utgruppe, basert på DNA-sekvenser, og med morfologiske og anatomiske karakterer påført til høyre. Bladmosene (i vid forstand, det vil si klassen) deles i dag i fire underklasser (Tabell 7): *Takaiidae, Sphagnidae* (torvmoser), *Andreaeidae* (sotmoser) og *Bryidae* (ekte bladmoser).

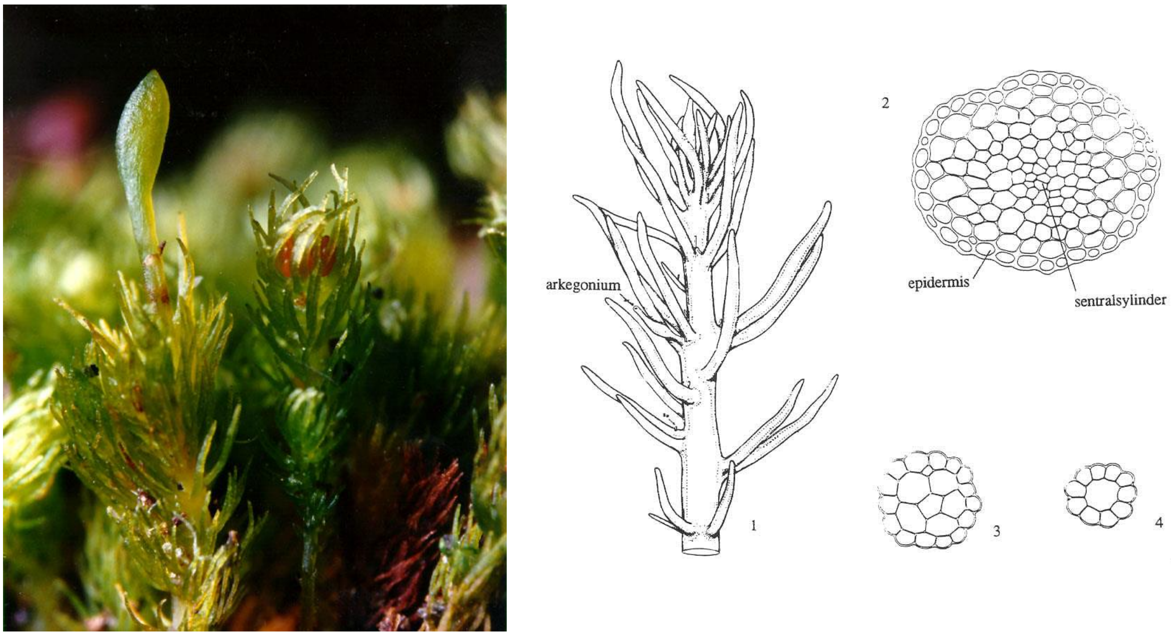
To av disse (Takakiidae, og Sphagnidae) har bare en slekt hver, mens bortimot 99 % av artene finnes i underklasse Bryidae. Klassene vil bli presentert hver for seg, deretter vil en sammenlikning av underklassene og en diskusjon av evolusjon bli presentert.


LEVERMOSER
TORVMOSER
Sphagnum
TAKAKIA
SOTMOSER
Andreaea
BJØRNEMOSER^{N}
Polytrichum
FIRTANNMOSER^{N}
Tetraphis
SKOMOSER^{N}
Buxbaumia
BRÅTEMOSER$^{A, d-o}$
Funaria
LOMMEMOSER$^{A, h}$
Fissidens
KULEMOSER$^{A, d-a}$
Bartramia
ROSETTMOSER$^{A, d-a}$
Rhodobryum
FAGERMOSER$^{A, d-a}$
Mnium s.lat.
FILTMOSER$^{A, d-a}$
Aulocomnium
BUSTEHETTER$^{A, d-a}$
Orthotrichium
LUNDMOSER$^{A, d-a}$
Brachythecium

Figur 26. Fylogeni som viser slektskapsforholdene mellom bladmoser (klasse Bryopsida). N=Nematodont peristom, A=Arthrodont peristom, h=haplolepid perisom – en krans, d= diplopeid peristom – to kranser, o= opposit, motsatt, a=alternerende. Termene er videre forklart i teksten.

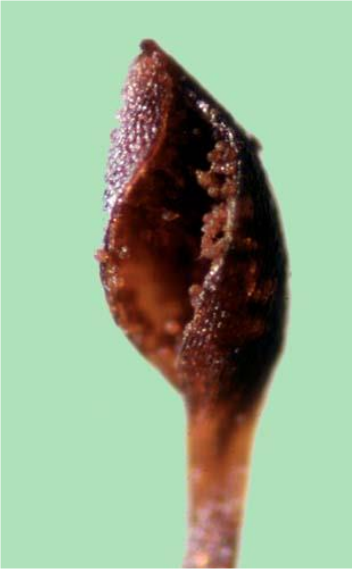
Underklasse Takakiidae

I 1861 ble det beskrevet en levermose fra India med navnet *Takakia ceratophylla*. Denne nye arten unngikk oppmerksomhet før japanske forskere begynte å studere den på 1950-tallet. I 1958 ble en ny *Takakia*-art, *Takakia lepidozoides* (figur 27), oppdaget i Japan. Det førte til oppdagelsen av at *Takakia* har en del egenskaper felles med levermoser, og andre felles med bladmoser. Det ble til og med diskutert et slektskap med grønnalger og sopp. I første omgang ble bare gametofytten med arkegonier funnet. Arkegoniene sitter nakne på stengelen uten beskyttende strukturer. I 1988 ble planter med hannlige kjønnsorganer (anteridier) funnet, og noen år senere ble sporofytter funnet for første gang. Det viste seg da at *Takakia*, som bladmosene, har sylindriske anteridier, mens levermosene har runde. Sporofyttens kapsel sitter på en stilk (seta) og har en hette (kalyptra) akkurat som hos bladmosene. Kapsel-lokk og peristomtenner (forklares nærmere under underklassen *Bryidae*) mangler imidlertid, akkurat som hos sotmosene (en bladmose-slekt). Kapselen åpnes i stedet ved en enkelt spiralvridd oppsprekking (figur 28).



Figur 27. Underklasse Takakiidae, slekten *Takakia.* Til venstre: gametofytt med sporofytt, de oransje pølseformete organene er +/- nakne anteridier. Til høyre: *Takakia lepidozioides*. 1. Gametofytt med arkegonium. 2: Stengeltverrsnitt, med tydelig epidermis og sentralsylinder av tynnveggete celler med ledningsfunksjon. 3: Tverrsnitt av nedre del av fyllid (bladliknende utvekster). 4: Tverrsnitt av øvre del av fyllid (hul).

I motsetning til hos alle øvrige moser skjer veksten hos *Takakia* fra et kuleformet, mangecellet meristem (blad- og levermoser vokser, som nevnt ved deling av én *apikalcelle***,** nålkapselmoser ved et fåcellet vekstvev). Stengelen har en sentralsylinder og bladliknende utvekster.



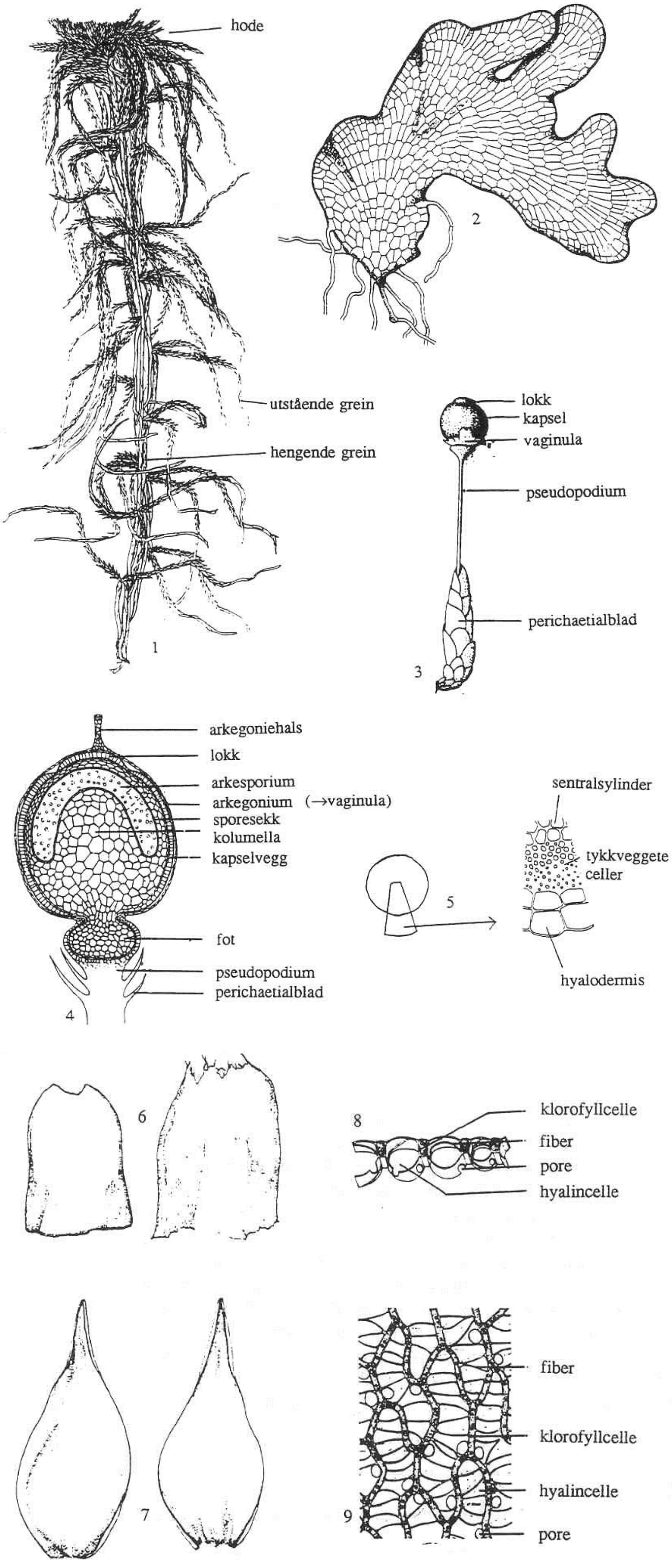
Figur 28. Kapsel med unik åpningsmekansime – spiralsnodd – hos *Takakia*.

Takakia er i dag kun kjent fra den nordlige halvkule, fra Himalaya, Borneo, Japan, Aleutene i Alaska, og British Columbia i Vest-Canada, men er ikke kjent fra Europa.

Underklasse Sphagnidae - torvmoser

Underklassen er bygningsmessig svært homogen (figur 29). *Protonema* er grønt og thallusformet og torvmosenes eneste stadium med rhizoider. Gametofyttens bygning er unik i forhold til alle andre moser. Den opprette hovedstengelen har ytterst en bark av store, tynnveggete celler (*hyalodermis*, figur 29 5) som raskt kan ta opp og lagre vann. Hyalodermiscellene kan ha støttelister (*fibre*) og/eller åpninger (*porer*). Disse er diagnostisk viktige karakterer på artsnivå. Greiner sitter 2-12 sammen i knipper og er av to typer: utstående og hengende. Oftest er de to greintypene klart skilt; de hengende er spinklere og har sterkere tiltrykte blader. Ofte er hengegreinene tiltrykt stengelen, som en kappe. I toppen av stengelen, der den aktive veksten skjer, er greinene samlet i et hode.

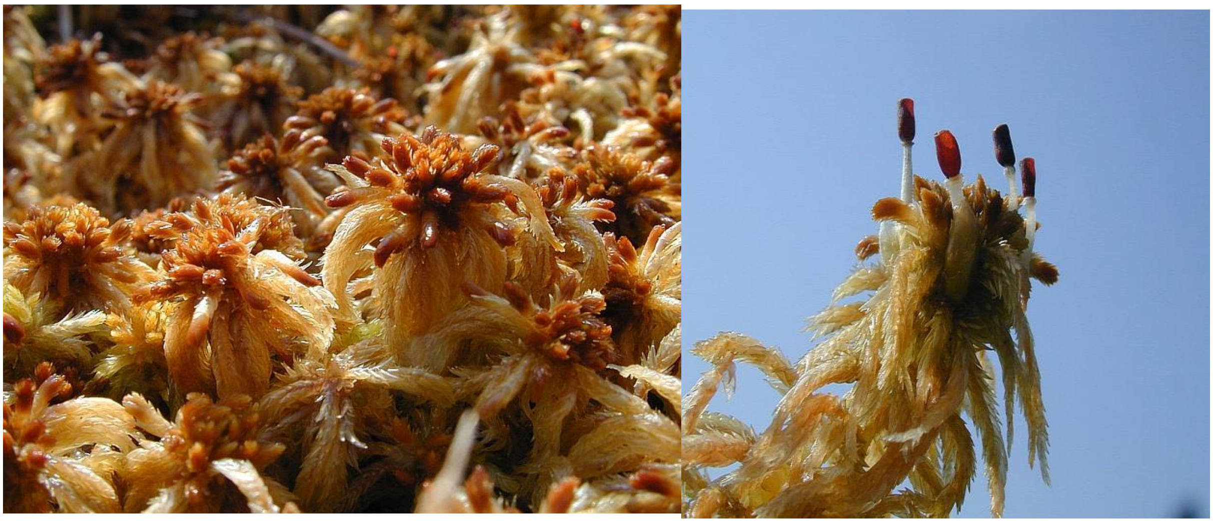
Bladene er av to typer, *stengelblad* og *greinblad* (Figur 29 6 & 7) som skiller seg i form og størrelse, men som er bygget over et felles grunnplan med to typer bladceller som alternerer. Tidlig i bladets utvikling differensieres levende, små *klorofyllceller* (Figur 29 8 & 9) og omkringliggende, store *hyalinceller*. Hyalincellene, som er døde når bladet er fullt utviklet, har cellevegger forsterket med fibre og dessuten åpninger mot omgivelsene (*porer*) som letter vannopptak.


hode
utstående grein
hengende grein
1
2
lokk
kapsel
vaginula
pseudopodium
perichaetialblad
3
arkegoniehals
lokk
arkesporium
arkegonium (→vaginula)
sporesekk
kolumella
kapselvegg
fot
pseudopodium
perichaetialblad
4
sentralsylinder
tykkveggete celler
5
hyalodermis
6
8
klorofyllcelle
fiber
pore
hyalincelle
7
9
fiber
klorofyllcelle
hyalincelle
pore

Figur 29. Underklasse *Sphagnidae* – slekten *Sphagnum,* torvmoser. 1: hel plante. 2: thallusformet protonema med flercellete rhizoider. 3: ♀-grein med ung sporofytt. 4: Lengdesnitt gjennom ung sporofytt (før arkegonieveggen brister). 5: tverrsnitt av stengel. 6: Stengelblad. 7: Greinblad. 8: Karakteristisk tverrsnitt av greinblad. 9: Karakteristisk cellemønster i greinblad.

Porene i epidermis cellene hos en torvmose-gametofytt har samme funksjon som en spalteåpning, men er ikke homologe. Porene i de innvendige cellene letter den interne vanntransporten. Torvmosene er ekstremt effektive til raskt å suge opp vann når de er i tørr tilstand.

Arkegonier og anteridier sitter mellom blad i den hodeformete øvre delen av gametofytten. I fuktig vær svømmer spermatozooidene, fanges opp av arkegoniet og befrukter eggcellen. Deretter utvikles det et kuleformet sporangium som fra starten av er helt dekket av arkegoniet (figur 29 4). Sporangiet inneholder et sterilt parti, en *kolumella*, omgitt av sporemorceller som går i reduksjonsdeling og danner sporer. Sporangiet sitter tilsynelatende på en setaliknende stilk (Figur 29 3, 31), men denne stilken er i motsetning til hos andre moser ikke diploid og en del av sporofytten, den representerer derimot en utvekst på gametofytten og kalles derfor ikke seta, men *pseudopodium*. Den er omgitt nederst av spesielle beskyttende blad. Arkegoniebunnen dyttes ut av pseudopodiet og restene finnes som såkalt *vaginula* (Figur 29 3). Sporangiet åpnes med et lokk som de fleste artene av bladmoser. Hos de fleste andre bladmoser blir, som vi skal se, øvre del av arkegoniet sittende igjen som en beskyttende hette (*kalyptra*) under sporangiets utvikling. En slik hette mangler hos torvmosene, øvre del av arkegoniet sprekker og forsvinner når sporangiet dyttes fram av pseudopodiet.



Figur 30. Torvmose, *Sphagnum*. Til venstre, del av en typisk torvmosematte, dominert av gametofyttenes ‘hoder’, forkortete greiner i tette hoder. Til høyre, et ‘hode’ med sporofytter, representert rødsvarte åpne sporangier; den hvite stilken under sporangiet, er et ‘pseodopodium’, det vil si en utvekst fra gametofytten og ikke en ‘seta’, som er en del av sporofytten.

Figur 31. Det finnes et 40-talls arter av torvmose i Norge med en betydelig variasjon i farger. De skifter også farge etter fuktighetstilstanden og kan gi torvmyrene etter spekter av fargenyanser.

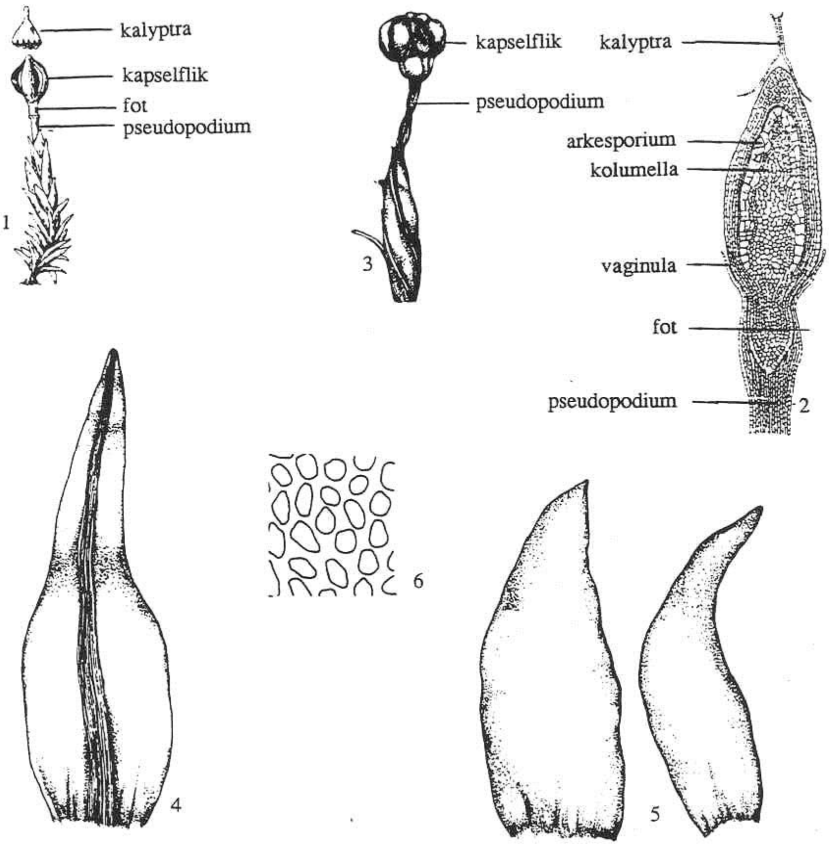
Torvmoser vokser i hovedsak i næringsfattig myr, fuktig skogsmark, kysthei og tundra og er vidt utbredt over hele Norge. Siden gametofytten ikke har rhizoider, må de ta opp alt vann med næringsstoffer fra regnvann. Torvmosene vokser fra øvre ende og råtner gradvis fra bunnen, men siden forholdene der er anaerobe, brytes de ikke helt ned. Det dannes torv, som fortsatt har økonomisk betydning.

Underklasse Andreaeidae – sotmoser

Sotmosene (figur 32, 33) skiller seg lite fra *Bryidae* (ekte bladmoser) i gametofyttens bygning. De er, som navnet antyder, små og mørke, dessuten er de opprette og lite forgreina, Sporofytten er endestilt. Molekylære undersøkelser viser at *Andreaeidae* trolig har felles opphav med *Bryidae* (se det fylogenetiske treet, figur 26).

Felles synapomorfier for de to underklassene er i så fall forekomsten av:

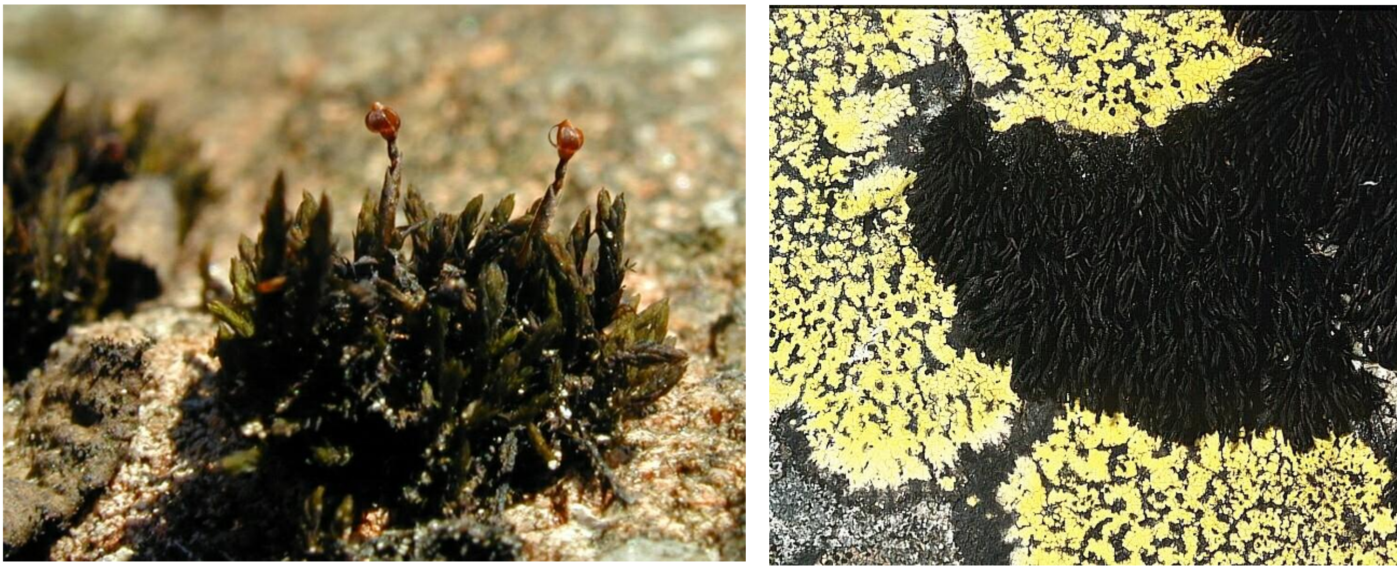
- parafyser (celletråder mellom gametangiene)
- langstrakte anteridier
- trådformet protonema
- kalyptra (hette som dekker unge kapsler, dannet fra øvre del av arkegoniet).



Figur 32. Bygningen av sotmoser (Underklasse Andreaeidae). 1: Hel plante med sporofytt. 2: Lengdesnitt gjennom ung sporofytt. 3-4: *Andreaea rothii*. 3: Moden sporofytt i tørt vær med kapselfliker åpne. 4: Blad med nerve. 5-6. *Andreaea rupestris*. 5: Blad uten nerve. 6: Bladceller (fra midten av bladet).

Molekylære analyser viser også at reduksjonen av seta (funksjon overtatt av et *pseudopodium*, en stilk som utvikler seg fra gametofytten, slik som hos torvmosene) trolig ikke representer felles opprinnelige trekk for torv- og sotmoser. *Takakia* og *Andreaeobryum*, sistnevnte søstergruppe til slekten *Andreaea* (jfr. figur 26), har nemlig ekte diploid seta. Pseudopodiene er trolig utviklet uavhengig i de to underklassene, de er *homoplasier*.

Ellers er sporangiet spesielt hos sotmosene ved at den sprekker opp i fire spalter, men de fire flikene holdes sammen i enden. Spaltene åpnes ved hygroskopiske bevegelser i veggen i tørt vær, men lukkes når det er vått.

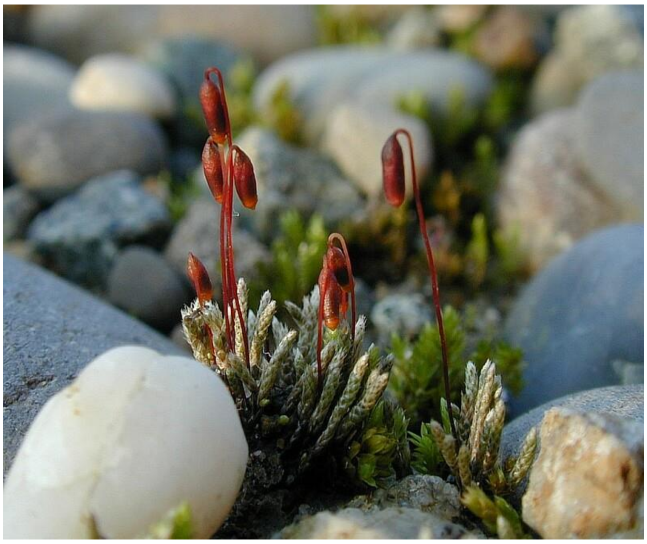


Figur 33. Sotmoser (*Andreaea*). Til venstre, en gruppe gametofytter med to rødlige sporangier. Til høyre, en svart sotmosetue i typisk habitat, på hard og sur berggrunn ellers dekket av skorpelav.

Sotmoser vokser på sure (basefattige) bergarter og er vanlige og vidt utbredt i hele Norge. De tåler fint at det er tørt og lysåpent. Noen arter vokser ellers i fuktige sig på berg. De har svak konkurranse-evne og vokser helst sammen med skorpelav. Den vanligste arten i Norge er *Andreaea rupestris*, vanlig sotmose, i fjellet finnes det et par andre arter.

Underklasse Bryidae – ekte bladmoser

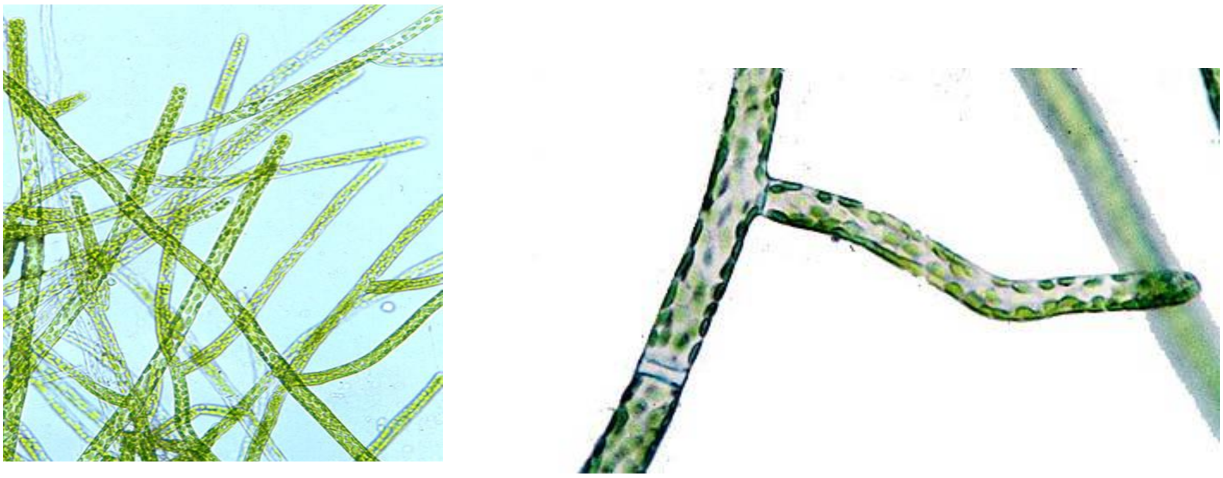
Underklassen *Bryidae* omfatter bortimot 99 % av alle bladmoser. Den holdes sammen av mange fellestrekk i oppbygging av både gametofytten og sporofytten. Variasjonen innen gruppen er imidlertid komplisert og kan være resultat av parallell evolusjon av flere trekk i flere grupper.



Figur 34. Sølv-vrangmose (*Bryum argenteum*) er vidt utbredt over hele landet. Det er vrangmose-slekta som har gitt navn til klassen Bryopsida og underklassen Bryidae.

Vegetative bygningstrekk

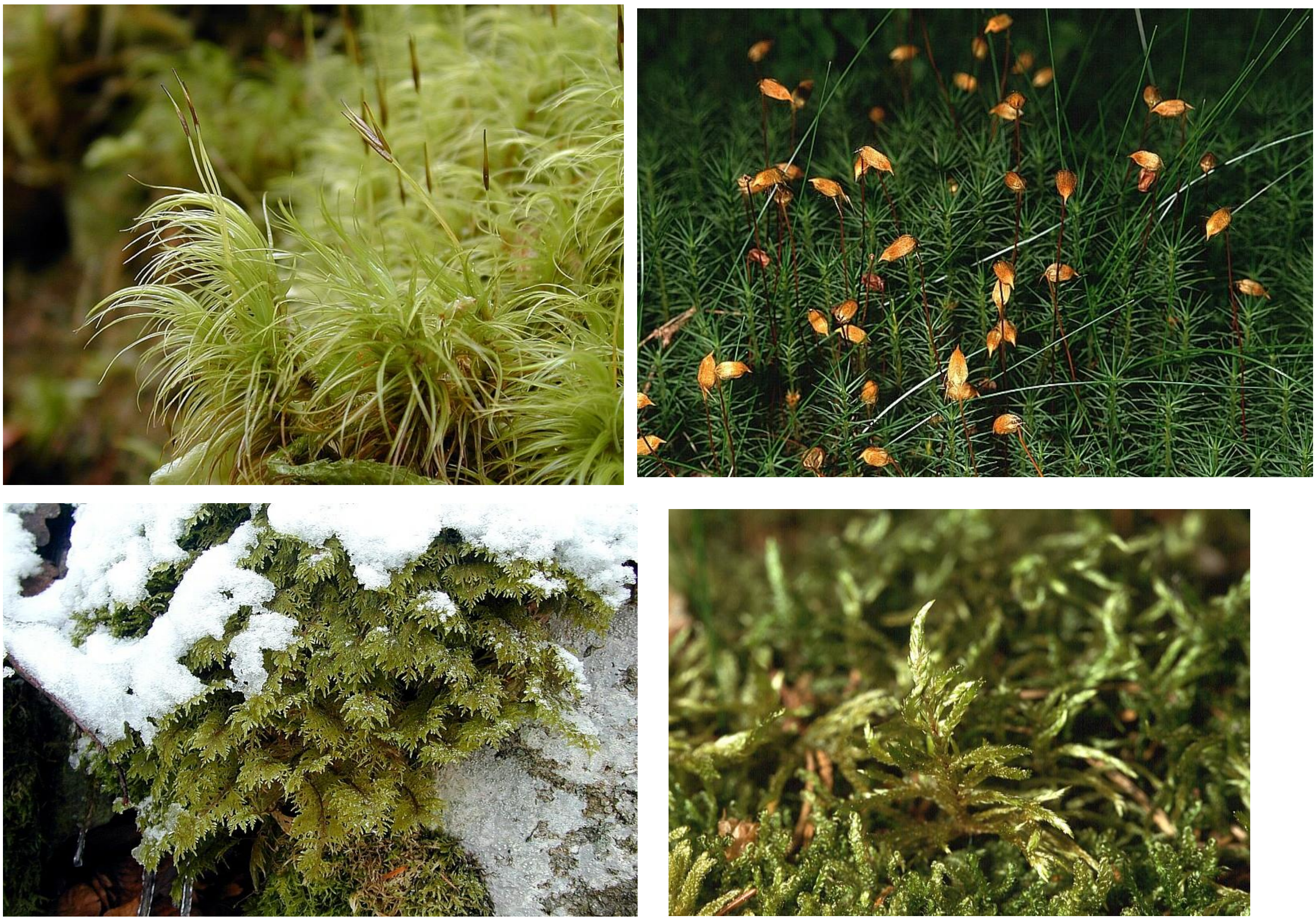
Protonema som dannes når sporen spirer, består hos nesten alle *Bryidae* av et nettverk av sterkt forgreinete tråder (figur 3 3, 35). Bare unntaksvis (i ordenen *Tetraphidales* firtannmoser) dannes det avflatete, thallus-liknende partier på protonema eller (i underordenen *Schistostegineae* lysmose) er hele protonema thalloid og varig. Under ekstreme forhold, f.eks. om en mose blir utsatt for uvanlig mye skygge eller fuktighet, kan protonema gjenutvikles fra en voksen gametofytt. Det samme gjelder om en mose blir fragmentert; fragmenter av voksne gametofytter kan danne protonema og derfra nye fullvoksne gametofytter. Det synes derfor å være en nokså enkel fysiologisk 'switch'-mekanisme mellom det relativt lite organiserte protonemaet og den mer komplisert organiserte voksne gametofytten som er differensiert i stengel og blad.



Figur 35. Eksempler på protonema hos bladmoser, forgreinete tråder med tverrstilte cellevegger og mange kloroplaster

Gametofyttens bygning

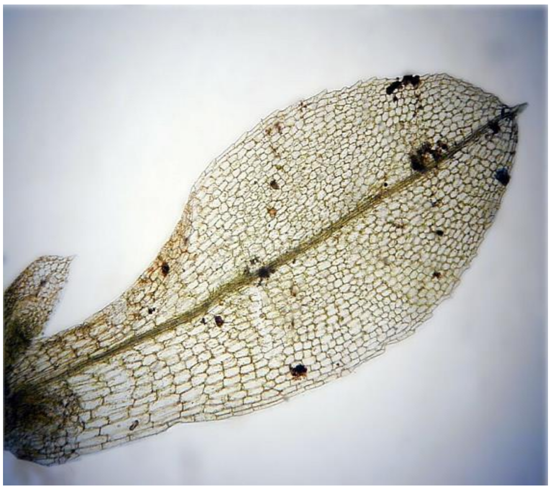
Det er to hovedmønster av forgreining bladmosene: Hos *akrokarpe* moser, f.eks. bjørnemose og sigdmose (figur 36 øverst) er skuddene opprette og ikke forgreinet, og kjønnsorganer (gametangier) og sporofytt er endestilte på skuddene. Hos *pleurokarpe* moser, f.eks. furumose og etasjemose (figur 36 nederst) er skuddene nedligggende og sterkt forgreinet og kjønnsorganer (gametangier) og sporofytt tilsynelatende sidestilte på hovedskuddene (egentlig er de endestilt på korte sideskudd). Hos *kladokarpe* moser er skuddene lite forgreienet og opprette (som hos de akrokarpe), og kjønnsorganer og sporofytt er endestilt på sideskudd (som hos pleurokarpe), altså en mellomform. Akrokarpe vekstformer er sikkert en plesiomorfi (primitiv karakterstatus). Det er rimelig å tro at de pleurokarpe mosene er monofyletiske, og at de har utviklet seg fra de akrokarpe, som derved blir parafyletiske. Det kan imidlertid virke som kladokarpi har oppstått flere ganger.



Figur 36. Fire av de vanligste barskogs-mosene i norsk flora. Øverst til venstre sigdmose (*Dicranum*), til høyre bjørnemose (*Polytrichum*) begge akrokarpe, det vil si med ugreinete skudd og endestilte sporofytter. Nederst til venstre furumose (*Pleurozium schreberi*) og etasjemose (*Hylocomium splendens*), begge pleurokarpe, det vil si med forgreinete skudd og sidestilte sporofytter (ikke til stede på figuren).

Stengelen kan ha en mer eller mindre differensiert anatomi. Mest differensiert er den hos bjørnemosene (*Polytrichales*) der vi innerst har en sentralsylinder med to typer spesialiserte ledningsceller: *Hydroider* er langstrakte, døde celler som leder vann og løste næringsstoffer. De har samme funksjon som trakeider hos karplantene, men ikke homologe med disse. *Leptoider* er levende celler som likner karplantenes silvevceller. De har trolig en funksjon i transport av organiske stoffer. Leptoider forekommer bare hos bjørnemosene. Ytterst i stengelen finner vi en bark (*cortex*). I mange mosegrupper er sentralsylinderen dårlig utviklet, og hos andre mangler den helt.

Bladet består oftest av bare ett cellelag bortsett fra i midtnerve-regionen (figur 37). Bladnerven omfatter tjukkveggete celler som dels har støtte-, dels ledningsfunksjon. Hos mange bladmoser, spesielt blant de pleurokarpe, er bladnerven dårlig utviklet eller mangler helt.

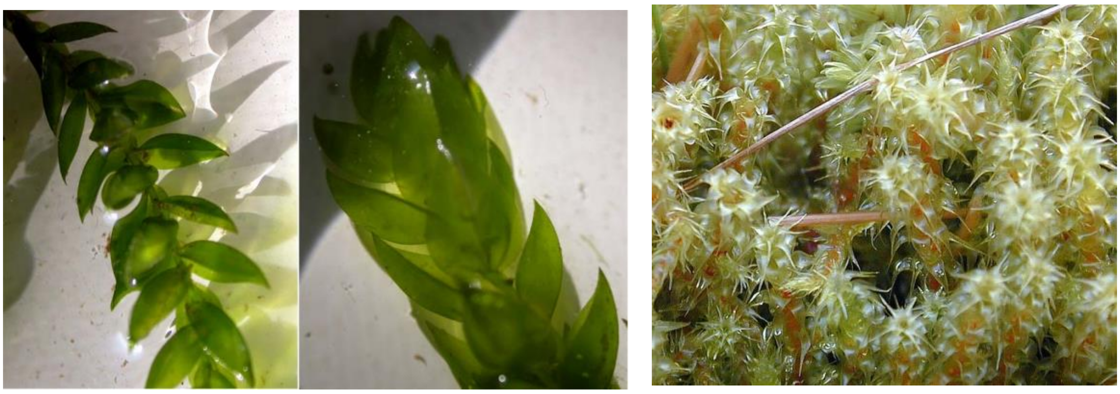


Figur 37. Et typisk blad hos en ekte bladmose (*Bryidae*), unntatt midtnerven, som er flere cellelag tjukk, utgjøres bladet av ett cellelag.

Formen på bladene, nærvær eller fravær av bladnerve, og formen på bladcellene er viktige karakterer for å identifisere slekter/arter av *Bryidae*. Bladene deles i plate (*lamina*) og nerve, men de kan, som sagt, være uten nerve eller ha en kort dobbelt nerve. Særlig brei er nerven hos blåmose (*Leucobryum*, orden *Dicranales*) der lamina bare er noen få cellerekker i kanten ved basis av bladet, og hos bjørnemosene (orden *Polytrichales*) der den dominerende nerven har flere høye langsgående lameller med klorofyllceller (nyttig både for fotosyntese og vannhusholdning).

Bladene kan ha en tydelig kantlist av fortykkete celler (støttefunksjon). De fleste moser har blad (lamina) som bare er ett cellelag tjukt, men hele eller deler av bladet kan også være to eller flere cellelag tjukt. Dette gjelder nok særlig moser som vokser i tørrere habitater. I toppen av bladet løper ofte bladnerven ut i en hårspiss, særlig tydelig hos noen bjørnemoser og i underordenene *Pottiineae* (f.eks. i slekten tustmose, *Tortula*) og *Grimmiineae* (f.eks. i slekten gråmose, *Racomitrium*). Et annet spesielt trekk i flere store grupper er spesielle celler ved bladgrunnen, såkalte bladøreceller som ser ut som mørkere eller lysere felter (bladører). Disse kan enten være mindre og tydelig mer tjukkveggete enn andre celler, eller mye større og mer tynnveggete. De er særlig typiske hos sigdmoser (underorden *Dicranineae*) og i mange viktige slekter i underorden *Hypnineae* (f.eks. hos flettemose og klomoser).

Bladene sitter oftest spiralstilte (figur 38) på skuddene (altså sjelden i tre rekker som hos de fleste levermosene) fordi den trekantete apikalcellen vrir seg under skuddets vekst. I mange tilfeller er imidlertid vridningen så regulær at bladene likevel blir stående i nokså tydelige rekker: fem rekker hos f.eks. piperensermose (*Paludella squarrosa*), tre tydelige rekker hos elvemose (*Fontinalis*), og i to rekker hos f.eks. den akrokarpe, opprette planmosen (*Distichium complanatum*) og de pleurokarpe, nedliggende fellmosene (*Neckera*).

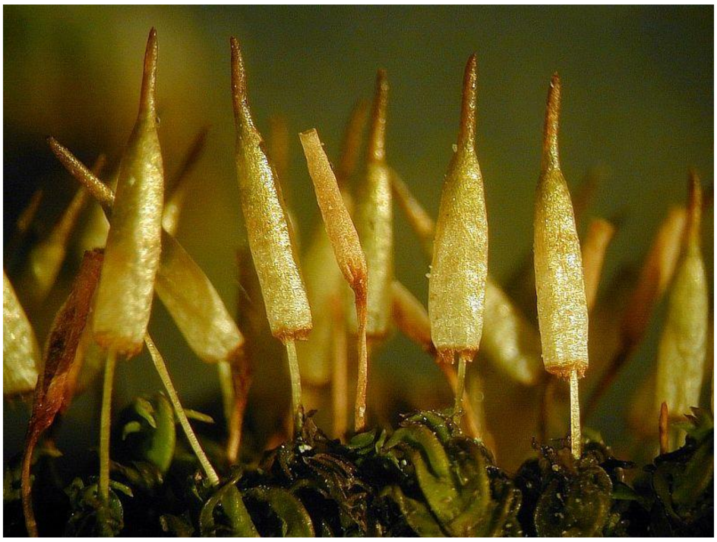


Figur 38. Til venstre: Elvemose (*Fontinalis*) med blad i tre rekker. Til høyre kransemose (*Rhytidiadelphus*) med blad i 5 rekker.

Mosene og særlig *Bryidae* har to innbyrdes beslektete organgrupper som er spesielle: *rhizoider* (uten klorofyll) og *parafyllier* (med klorofyll). Dette er flercellete, forgrenete tråder som morfologisk likner noe på protonema, men som vokser ut fra stengel og blad på den voksne gametofytten og som skiller seg morfologisk fra protonema ved at de har skrå skillevegger mellom cellene i trådene. De synes å ha tre funksjoner: feste, vannopptak og beskyttelse.

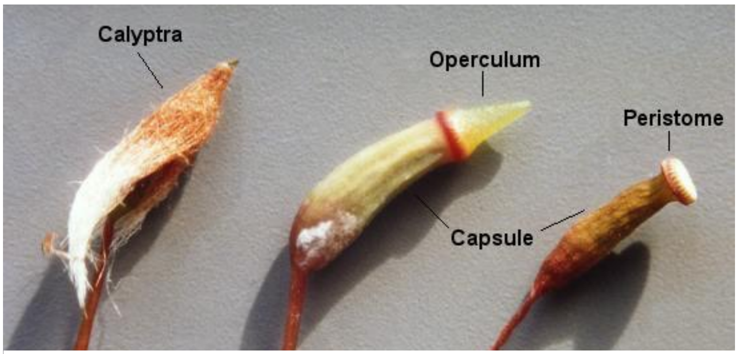
Sporofyttens bygning

En tid etter befruktningen brister arkegonieveggen. Den nedre delen av veggen blir til en ring rundt foten av sporofytten; den øvre delen blir sittende som ei beskyttende hette – *kalyptra* – over kapselen til den er moden (figur 39).

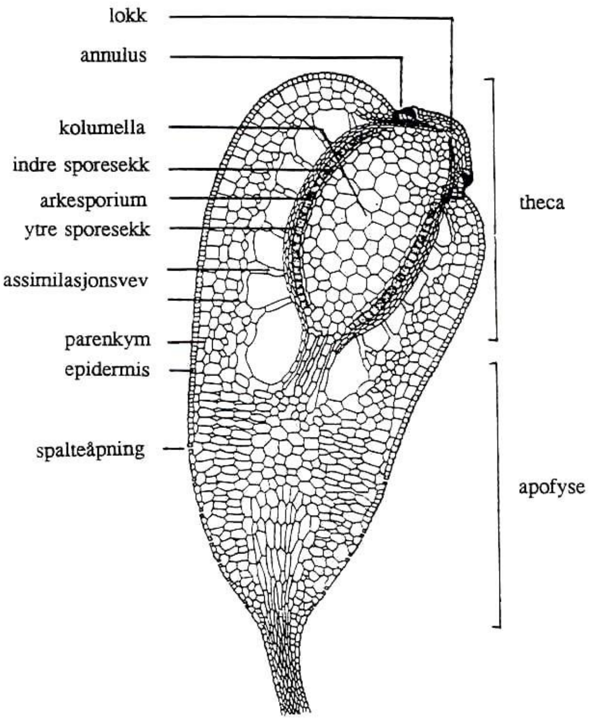


Figur 39. Klokkemose (*Encalypta*) med velutviklet hette, *kalyptra*, dannet av øvre del av arkegoniet

Selve sporofytten har en lik grunnleggende plan hos alle *Bryidae* (figur 40): den består av en stilk (*seta*) og et *sporangium* ('kapsel'). Sporangiet (figur 41) kan deles inn i hals (*apofyse*), *theca* (sporeproduserende del), og *operculum* (lokk). Langs kanten, der lokket løsner fra sporangiet, finner vi en spesiell type tenner, *peristom*, som spiller en viktig rolle under sporenes spredning.

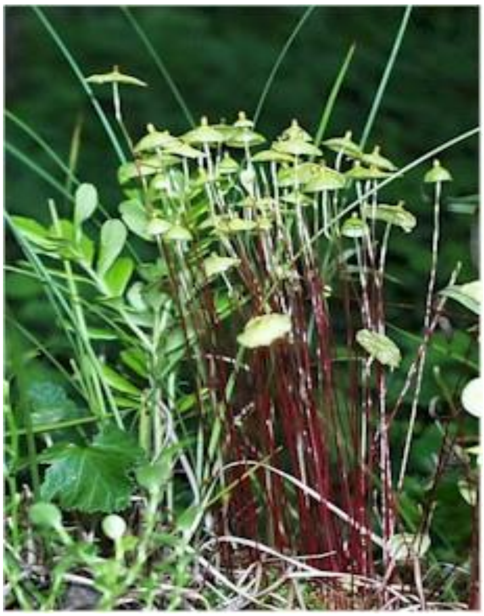

Calyptra
Operculum
Peristome
Capsule

Figur 40. En typisk sporofytt hos en ekte bladmose, som viser stilk (*seta*), hette (*kalyptra*) og lokk (*operculum*).


lokk
annulus
kolumella
indre sporesekk
arkesporium
ytre sporesekk
assimilasjonsvev
parenkym
epidermis
spalteåpning
theca
apofyse

Figur 41. Underklasse *Bryidae*: Lengdesnitt gjennom et ungt sporangium..

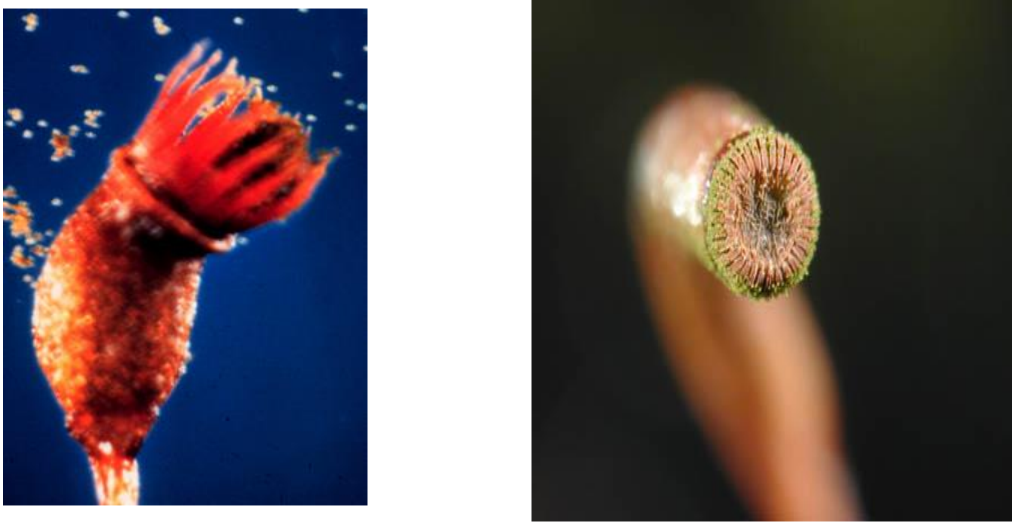
Apofysen er den nedre, ikke spore-produserende delen av sporangiet. Den kan være lite markert eller sterk oppsvulmet. Det siste finnes i møkkmoser (slekten *Splachnum*) der den er stor og kule- eller parasollformet (figur 42), ofte sterkt farget, og lukter (for oss) ubehagelig. Disse mosene vokser på dyrekadaver og/eller dyremøkk; de er henholdsvis nekrofile og/eller koprofile. Her fungerer apofysen som attraksjon for insekter. Insekter som lander på apofysen får de klebrige sporene på beina og sprer deretter sporene videre til ferske kadaver og møkk.



Figur 42. Gul parasollmose (*Splachnum luteum*), en mose som gror på møkk, først og fremst elgmøkk og som har en spesielt velutviklet parasollformet *apofyse*.

Den sporeproduserende delen av sporofytten – *theca* – avgrenses øverst av en *annulus* (ring) som ved kapselmodningen forslimer og løser seg opp. Da løsner *operculum* (lokket), og faller raskt av, ofte presset opp av et *peristom* (se nedenfor). Hos noen moser mangler peristomet (fenomenet kalles *gymnostomi*, gymnos betyr naken, stomi åpning) eller kapselen mangler enhver åpningsmekanisme (*kleistokarpi*, kleistos betyr lukket). Redusert åpningsmekanisme antas å være avledet fra forfedre med peristom og intakt åpningsmekanisme.

Et særlig viktig – og spesifikt – trekk for Bryidae er forekomsten av en spesialisert tannstruktur på toppen av sporofytten: det nevnte *peristomet* (figur 43). I fuktig vær lukker tennene åpningen, og de ofte tannete og ujamne tennene bøyer seg ned i kapselrommet slik at sporene henger fast i dem. I tørt vær retter de seg ut og spriker, og sporer som henger på eksponeres for spredning med vind (kanskje også insekter).



Figur 43. Eksempler på peristomtenner. Til venstre under tørre forhold der peristomtennene spriker og sporene spres. Til høyre under fuktige forhold der peristomtennene lukker sporangiet og holder sporene på plass.

Det finnes to hovedtyper av peristomtenner: *nematodonte* (tennene er dannet av hele døde celler) og *arthrodonte* (tennene er dannet av rester av cellevegger fra døde celler). Peristomet utvikles fra flere og til dels ulike cellelag i sporofytten, og på ulikt vis, og utformingen av det er ofte spesifikt for ordener og underordener. Peristomet synes å ha hatt en lav evolusjonsrate som gjør det egnet som karaktersett for å skille mellom enheter på relativt høyt nivå som ordener, familier og slekter.

Siden vi har to ulike typer av *nematodont peristom,* blir det prinsipielt tre hovedtyper:

A. *Nematodont peristom* av *Tetraphis*-typen (i orden *Tetraphidales*, firtannmosene). Her dannes peristomet ved at en gruppe av celler under lokket fortykkes til en kjegle som deler seg i fire kompakte mangecellete tenner. Tennene er derfor glatte, uten ornamentering av rester fra forslimete celler. Til forskjell fra de andre typene, så er ikke tennene hos firtannsmose bevegelige.

B. *Nematodont peristom* av *Polytrichum*-typen (i ordenen *Polytrichales*, bjørnemosene). Her forsterkes en serie av bunter av celler i en ring rundt toppen av sporofytten, mens celler mellom disse buntene forslimes. Antall tenner er 32 eller 64. Bjørnemosene er alene om å ha en hinne (*epifragma*) som er spent ut mellom spissen av peristomtennene og som holder sporangiene lukket. Epifragma sikrer at sporene ikke blir våte og at de lettest blir spredt i tørt vær.

C. *Arthrodont peristom* forekommer i mange ulike former i orden *Bryales*, og kan grupperes i minst åtte ulike undertyper. Peristomtype er en av de viktigste egenskapene for å skille underordener innen *Bryales*. Felles for arthrodonte peristomer er at innholdet i cellene i de peristomdannende lagene normalt forslimer mens bare celleveggene består. Peristomtennene består av vertikale, sterkt fortykkete celleveggene. Slim fra cellene størkner i karakteristiske tverr-ribber og andre ornamenter, særlig i mønster eller loddrette og vannrette cellevegger slik at tennene ser leddete ut (arthro = ledd, jfr. arthritis = leddgikt). Ofte forekommer tennene i 2 ringer, en indre ring *endostomtenner (endostomet*) og en ytre ring *eksostomtenner (eksostomet*).

De ulike typene av arthrodont peristom skilles bl.a. på hvor mange av disse tannkransene som er utviklet, hvor mange tenner der er i hver krans, og forholdet mellom tanntallene i ulike kranser. Vi går ikke inn på dette her bortsett fra å nevne at det går et visst skille mellom underordener innen orden *Bryales* med regelmessig to kranser peristomtenner (*diplolepid*) og de med bare en krans (*haplolepid*, tilsvarende den indre kransen - endostomet - hos de diplolepide).

Lengdesnitt gjennom en ung *Bryidae*-sporofytt er vist i Figur 41. Det tidlige anlegget til sporofytt har to cellelag. Det indre laget *endotheciet* (endo = inni) utvikler seg til den indre sterile søylen *kolumella*, den indre sporesekkveggen, og det sporedannende laget *arkesporiet*. Det ytre laget *amfitheciet* (amfi = omkring) utvikler seg til den ytre sporesekkveggen. Og det er fra dette laget at peristomtennene oftest dannes. Øverst har det umodne sporangiet et lokk (som, som nevnt, igjen kan være dekt av ei hette, *kalyptra*, dannet av øvre del av arkegoniet). Kalyptra har trolig en beskyttelsesfunksjon og vil etter hvert falle av etter hvert som sporangiet og sporene modnes. Sporangiet vil etter dette tørke ut og åpnes i toppen slik at sporene kan spres.

Vegetativ formering hos ekte bladmoser

De fleste *diøsiske/dioike* (særbu) moser produserer sjelden sporofytter. Også hos *monøsiske/monoike* (sambu) moser, med anteridier og arkegonier på ulike greiner på samme gametofytt, kan det være få sporofytter å finne. Vegetativ formering av gametofytten er derfor utbredt, og hos mange moser den dominerende formeringsmåten. Slik vegetativ formering skjer på ulike måter *fragmentering* og dannelse av *spesielle spredningsenheter (gemmae).*

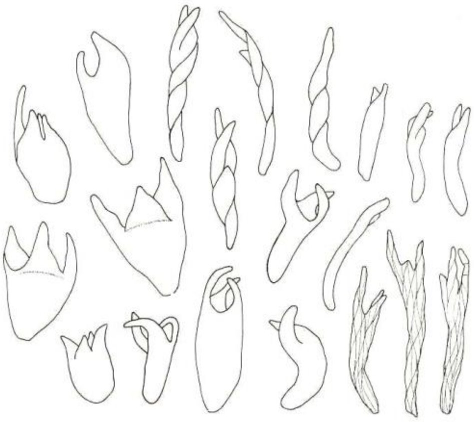
Fragmentering skjer ved at deler av mosen løsner, f.eks. ved tråkk eller sterk vind og deretter spres. Som nevnt ovenfor, gror det da oftest ut et protonema fra fragmentet før gjendannelse av normale gametofytter. Fragmentering er trolig en hovedformeringsmåte i arktiske, alpine og tørre habitater.

Det finnes tre hovedtyper av *gemmae*, definert av hvilken del av gametofytten som er involvert: stengeldannelser (a), bladdannelser (b), rhizoid- og protonemadannelser (c):

(a) Stengeldannelser er hele små skudd eller deler av skudd (f.eks. *bulbiller*) som løsner. Hos f.eks. sigdmose (*Dicranum*) spretter skuddspisser med blad av ved berøring (’hoppende lopper’). Hos en del arter innen den store nikkemose-slekta (*Pohlia*) dannes små dvergskudd med bladanlegg i bladhjørnene (figur 44) som faller av og spres enten ved berøring eller ofte med vann. Disse spredningsorganene representerer komplette ’miniplanter’, som raskt vokser opp til nye individer.

(b) I slekten filtmose (*Aulacomnium*) dannes små reduserte, tjukke blad som grolegemer i skuddspissen. I andre slekter er bladene eller hos noen arter er bladspissene, f.eks. skjørvrimose (*Tortella fragilis*) skjøre og brekkes lett av ved berøring.

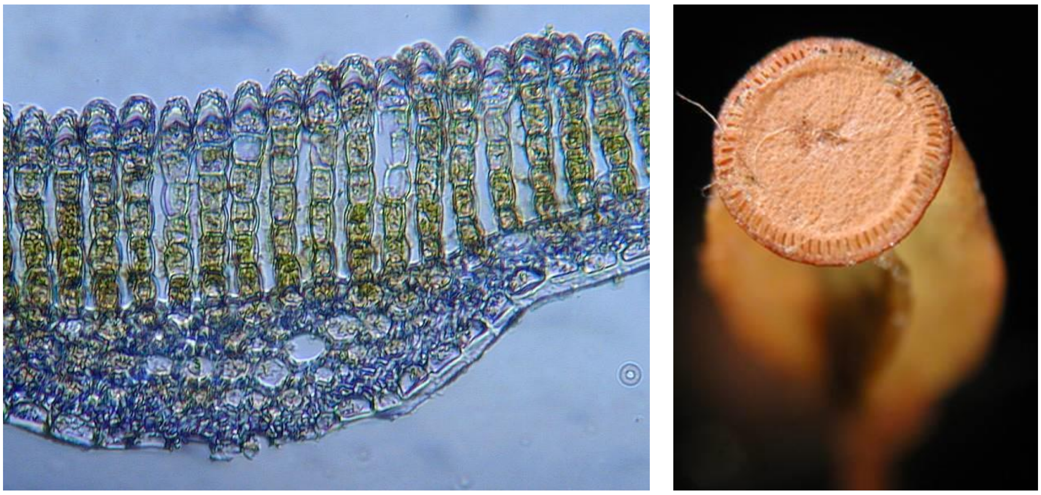
(c) Gemmae fra rhizoider og protonema er utbredt. Rhizoid-gemmae er knoller i enden av lange, stive rhizoider, kjent hos en rekke arter, f.eks. i den store og kompliserte slekten vrangmose (*Bryum*). Protonema-liknende, tråd- eller kuleformete gemmae på blader og i bladhjørner på stengler er vanlig.



Figur 44. Ulike typer av yngleknopper (gemmae) hos nikkemose (*Pohlia proligera*). Yngleknoppene er dvergskudd med bladanlegg.

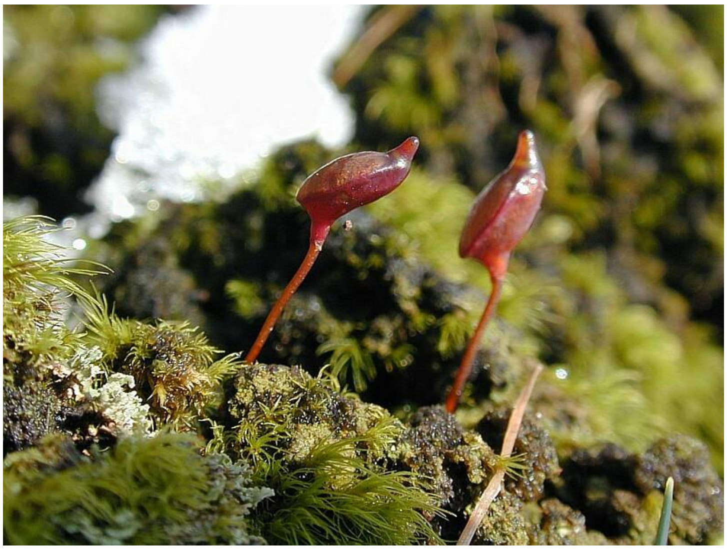
Systematisk inndeling av Bryidae – ekte bladmoser

Det finnes en rekke forslag til inndeling av *Bryidae*. Disse varierer blant annet med hensyn til hvilken rang de gir de enkelte undergruppene, men de fleste inndelingene holder på *én* stor undergruppe (orden *Bryales* med en rekke underordener) og to satellitt-undergrupper: bjørnemoser (orden *Polytrichales*) og firtannmoser (orden *Tetraphidales*). Separat status for bjørnemosene begrunnes bl.a. bladanatomien og det spesielle peristomet (figur 45), og videre av den spesielle stengelanatomien med differensiert ledningsvev. Separat status for firtannmoser bygger særlig på det spesielle peristomet. Både bjørnemoser og firtannsmoser har, som nevnt *nematodonte* peristomtyper i motsetning til orden Bryales som har *atrhrodont* peristom.



Figur 45. Spesielle trekk i anatomi hos bjørnemosene (*Polytrichales*). Til venstre: bladanatomi, tverrsnitt av et blad som viser flercellet lamina og lameller av fotosyntetiserende celler. Til høyre: sporangiemorfologi, peristomtennene langs kanten av ringen er forbundet med en *epifragma*, det vil si en hinne mellom peristomtennene som lukker sporene inne. Mellom peristomtennene oppstår det små åpninger der sporene slipper ut («pepperbøsse-prinsipp»).

Skomoser (Figur 46) har en litt usikker status i det fylogenetiske systemet, og har blitt sett på som en egen orden (*Buxbaumiales*) eventuelt som en underorden *Buxbaumiineae* av *Bryales*. Noen av de spesielle trekkene ved skomoser, bl.a. det kombinerte peristomet, som representerer en mellomting mellom arthrodont og nematodont (de ytre tennene er dannet av hele celler - nematodont, mens de indre fra cellevegger, altså artrodonte) i tillegg til at gametofytten er redusert slik at sporofytten faktisk er den dominerende delen av livssyklus, gjør gruppen spesiell innenfor bladmosene.



Figur 46. Brun skomose (*Buxbaumia aphylla*) med en ekstremt redusert gametofytt og en dominerende sporofytt.
Det er to arter i Norge: Brun skomose og grønn skomose (*Buxbaumia viridis*) – begge er sjeldne og står på den nasjonale rødlista.

Bladmoser som karakteriseres av nematodonte peristomer danner en parafyletisk gruppe (Figur 26), gruppa består, som nevnt, hovedsakelig av bjørnemoser (*Polytrichales*) og firtannsmoser (*Tetraphidales*).

EN SAMMENLIKNING AV UNDERKLASSENE INNEN BRYOPSIDA

– bladmoser i vid forstand

Det framgår av skillekarakterene i Tabell 5 at underklassene er velavgrensete. Tabellen viser også at alle par av underklasser har fellesskap i antatt opprinnelige karakterer som ikke deles av den tredje. Alle underklasser har dessuten synapomorfier. Torvmosene (underklasse *Sphagnidae*) synes å være den av underklassene som har beholdt flest primitive trekk (kanskje med unntak for *Takakia*). Legg merke til (1) det thallusformete protonemaet, (2) at kalyptra ikke blir sittende på kapselen som en hette, (3) mangelen på parafyser og (4) kuleformete anteridier (som vi også finner hos levermosene). Men torvmosene har også flere opplagt apomorfe trekk, som (1) organiseringen av greinene i knipper og (2) den spesielle celledifferensieringen i fotosyntese-celler og døde vannlagrings-celler.

Tabell 5. Sammenlikning av bladmoseunderklassene (*Takakiidae* ikke inkludert).

Karakter	**Sphagnidae**	**Andreaeidae**	**Bryidae**
Gametofytt			
protonema	thalloid	komplekst, med både thalloide og trådformete deler	båndformet
plassering av greiner	i knipper	enkeltvis	enkeltvis
celledifferensiering	alternering mellom klorofyll- og hyalinceller	ingen	ingen vesentlig
bladnerve	mangler (finnes i fossile former som ellers likner *Sphagnum*)	kan finnes	kan finnes
arkegonium blir til	vaginula ved basis av fot	vaginula ved basis av fot + kalyptra på kapsel	vaginula ved basis av fot + kalyptra på kapsel
anteridier	kuleformete	avlange	avlange
parafyser	mangler	finnes oftest	finnes oftest
Sporofytt			
heves av	pseudopodium fra gametofytten	pseudopodium fra gametofytten	seta (del av sporofytten)
seta	redusert	redusert	finnes oftest; langlevd, stiv
kapselens åpningsmekanisme	lokk	fire spalter, fliker forblir festa i toppen	lokk og (oftest) peristom
kolumella (penetrerer endothecium)	kort, tappformet	noe mer avlang, tappformet	i hele kapselens lengde
arkesporium dannes fra	amfithecium	endothecium	endothecium

Underklasse *Andreaeidae* skiller seg fra underklasse *Bryidae* i en rekke opprinnelige trekk slike som (1) sporangium uten lokk og uten peristom, og (2) den korte kolumellaen med hvelvet arkesporium. Sporangiets åpningsmekanisme er en unik, en åpenbart avledet karakter for *Andreaeidae.* Felles avledete trekk for underklasse *Bryidae* er (1) gjennomgående kolumella, (2) peristom, og (3) langlevd seta.

Mange molekylære undersøkelser av bladmoser er basert på en eller få molekylære markører, så det er trolig nødvendig å undersøke mange flere molekylære markører før man kan komme fram til en stabil fylogeni. Molekylære analyser indikerer at *Sphagnum* (torvmoser) og *Takakia* er søstergrupper til bladmosene (figur 26). Det er uventet at *Takakia* og *Sphagnum* er i samme grein i treet siden de er så ulike morfologisk. Dette gjelder spesielt utforming av gametofytten, og man bør derfor ikke akseptere dette resultatet uten ytterligere undersøkelser. Gametofytten til *Takakia* er liten, med en enkel struktur som minner om levermoser, mens gametofytten til *Sphagnum* er stor og spesialisert. Sporofytten til *Sphagnum* er kuleformet, åpnes med et apikalt lokk, og er forlenget ved et gametofyttisk pseudopodium. *Takakias* sporofytt er lik sporofytten hos *Andreaea*. *Takakia*, *Sphagnum* og *Andreaea* representerer trolig rester av de tidligste bladmosene. Karakterer som er unike for *Takakia* er, som nevnt,

(1) skudd med sylindriske bladliknende strukturer, (2) meristem uten differensiert endecelle, og (3) kapsel som åpnes med en enkel spiralvridd oppsprekking.

Andreaea (sotmoser) og *Andreaebryum* (sistnevnte finnes ikke i Norge) kommer også ut sammen i fylogenien (Figur 26). Disse to slektene er også ganske ulike. De ekte bladmosene kommer ut som en monofyletisk gruppe.

MOSENES ØKOLOGI OG FYSIOLOGI

Mosene har i mindre grad enn andre landplantegrupper klart å gjøre seg uavhengig av vann. Dette gjelder både for den kjønnete formeringen og for gametofyttens vekst. Når moser som gruppe likevel har overlevd fram til i dag og lyktes i å innta en rekke økosystemer, det store mangfoldet av andre landplanter til tross, skyldes det at mosene har nådd lengre i utviklingen av tørketoleranse (evne til å overleve tørke), til dels også uttørringsresistens (evne til å forhindre uttørring), enn andre landplantegrupper. Av disse egenskapene er fysiologisk betinget tørketoleranse viktigst. Tørkeresistens, som mosene dels oppnår gjennom vekstformer som reduserer fordamping og dels gjennom morfologiske særtrekk, vil vi komme tilbake til nedenfor. For å forstå mosenes økologi, må vi starte med å se på de fysiologiske forutsetningene for vekst og overlevelse.

Fysiologisk sett er de fleste moser skyggeplanter, karakterisert ved lavt klorofyll a/b-forhold og fotosyntesemaksimum ved lav strålingsintensitet. Oppbygging av organisk materiale skjer ved C_3-fotosynteseveien som hos de fleste andre grønne planter. Moser er som gruppe tilpasset relativt kjølige habitater ved at de har gjennomgående lavt temperaturoptimum for fotosyntesen (men variasjonsbredden er stor).

Mosenes tørketoleranse skyldes kombinasjonen av evne til å overleve kraftig uttørring (ned til vanninnhold under 10 % av tørrvekten) og *poikilohydrisitet*, endring av vanninnhold med omgivelsene. Istedet for å visne når de blir tørre, går mosene inn i en dvale-liknende, tørr tilstand. Vi kan dele mosene i to hovedtyper etter vannhusholdning. Et lite mindretall er *endohydriske*. Bjørnemose, slekten *Polytrichum*, er en typisk representant for disse. Endohydriske moser har et velutviklet indre vannledningssystem, tar hovedsakelig opp vann fra jorda, og har morfologiske tilpasninger til reduksjon av vanntapet (som tjukke læraktige blad med lameller). De aller fleste moser er imidlertid *ektohydriske*, og tar opp vann og næringsstoffer gjennom hele overflata. Mellomformer mellom endo- og ektohydriske moser (*mixohydriske*) finnes. Som vi har nevnt ovenfor, er en sentral hypotese for bladmosenes utvikling at ektohydriske og poikilohydriske moser har utviklet seg fra endohydriske moser. Hos bladmoser har dette skjedd ved reduksjon av det indre vannledningssystemet og av bladnerven, hos levermoser har dette skjedd ved overgang til en nedliggende vokseform og ved reduksjon av bukbladene (den ventrale merofytten).

Både for endo- og ektohydriske moser gjelder det at når vanninnholdet synker under en viss nedre grense stopper fotosyntesen og respirasjonen reduseres til et minimum; moseplanten går i dvale. Først når mosen igjen fuktes opp, øker metabolismen på nytt. Respirasjonen øker umiddelbart etter oppfukting, og stiger snart over normalt mørkerespirasjonsnivå. Fotosyntesen trenger derimot lengre tid på å komme i gang; desto lengre uttørkingsperiode, jo lengre tid tar det før fotosyntesens kompensasjonspunkt (det punktet der fotosyntese er lik respirasjon) nås, og derfor blir sannsynligheten for at mosen skal kunne gjenopprette normal fotosynteseaktivitet lavere. Blir uttørringsperioden for lang, dør derfor moseplanten etter en (kort) periode med høy respirasjon. Det er imidlertid stor variasjon mellom mosearter med hensyn til å tåle langvarig uttørring. Enkelte moser har f.eks. vist seg å kunne gjenopplives etter mange tiår i herbarium!

Poikilohydriske arter har miljøstyrt vekst. For populasjoner av samme art vil tilveksten derfor være relatert til total tid i oppfuktet tilstand, og hyppighet og lengde av tørkeperioder. Disse parameterne styres både av lokale og regionale (klimatiske) faktorer. På våre breddegrader har mange moser sine mest aktive vekstperioder om våren og om høsten, når lave temperaturer muliggjør lange perioder med sammenhengende fotosynteseaktivitet.

VEKSTFORMER HOS MOSER

Uttørringsresistens er hos moser relatert til *vekstform;* det vil si hvordan enkeltskudd er organisert i bestander i naturen. De viktigste vekstformer hos moser er (1) *tepper* av tettstilte, opprette skudd (for eksempel torvmoser og akrokarpe bladmoser), (2) *puter* av skudd som vokser radiært ut fra et sentrum (f.eks. bustehette, *Orthotrichum*), og (3) *matter* av nedliggende skudd (levermoser og pleurokarpe bladmoser som f.eks. etasjemose, *Hylocomium splendens*). Enkeltskudd av moser som vokser i tette tepper, puter eller matter tørker mye seinere ut enn spredtstilte, enkeltstående skudd som f.eks. hos de endohydriske bjørnemosene. Tettere pakking av enkeltskudd øker den kapillære vannlagringsevnen og reduserer transpirasjonen fra hvert enkelt skudd. Ytterligere reduksjon av transpirasjonen oppnås ved morfologiske tilpasninger, f.eks. thallusdifferensieringen hos *Marchantiales*, skudd som er tiltrykt substratet, trinne skudd med blad tiltrykt stengelen, papilløse blader, stengelfilt, etc. Lavest tørketoleranse finner vi generelt innen *Jungermanniales* (tynne blad, minimalt med støttevev).

Mosenes avhengighet av vann og deres beskjedne størrelse begrenser hvilke økosystemer de kan forekomme i. Moser forekommer sparsomt i tropiske, tørre områder, og har sitt største mangfold i tempererte (og subarktiske), relativt fuktige strøk. Mosenes forekomst i ulike typer av økosystemer bestemmes av flere faktorer. Moser kan i lengden bare overleve på bakken (*epigeisk* levevis) på steder der strøfallet ikke er større enn at et flertall av moseskuddene kan vokse fram fra strøet i løpet av en vekstsesong. Moser mangler derfor, eller er svært sparsomme, på bakken i tropisk lauvskog, og er også på våre breddegrader gjennomgående mer sparsomme i edellauvskog enn i barskog fordi nålestrøet er lettere for moser å takle enn lauvfallet. Moser er viktigst på bakken i boreale barskoger, der de danner sammenhengende bestander som kan utgjøre 1/3 av skogøkosystemets stående biomasse, og som har stor betydning for systemets funksjon. Mosematta hindrer oppvarming av jorda om sommeren, hindrer spiring av karplanters frø og reduserer frøplantenes overlevelse. Moser er også den dominerende plantegruppen i fuktig arktisk og antarktisk tundra, både i biomasse og artsantall. En hoveddel av det karbon-reservoaret som ligger i permafrostområder og torv som nå trues av global oppvarming består av frosne eller vannmettete moserester.

Myrer, som først og fremst finnes i den sirkumboreale sonen, er et økosystem dannet av moser, først og fremst torvmoser, som er økologiske spesialister tilpasset liv i det spesielle, sure og fuktige miljøet de sjøl skaper. Myrer utvikler seg i kjølig klima med nedbøroverskudd, på steder som er lokalt fuktige med dårlig utskiftning av vannet i jorda slik at det blir mangel på oksygen og nedbrytningen av organisk materiale hemmes. Torvmoser er spesielt tilpasset å vokse på slike steder. Når torvmoseproduksjonen er større enn nedbrytningen over tusener av år, da akkumuleres torv, dødt organisk materiale som bygger opp ei myr. Torvmosene er poikilohydriske med evne til raskt å ta opp og lagre store mengder vann (inntil tjue ganger tørrvekten) i hyalinceller, mellom taklagte blader og tettstilte greiner. Tettstilte skudd (i matter) hindrer transpirasjon og fremmer kapillært vannopptak fra substratet. Den store variasjonen mellom de ca. 150 torvmoseartene (hvorav 45 i Norge) med hensyn til vokseform og uttørringsresistens, er årsaken til at torvmoseartene fordeler seg langs en gradient i avstand til grunnvannsspeilet i myra. Rusttorvmose (*Sphagnum fuscum*), som vokser i myrtuer langt over grunnvannspeilet, har små, svært tettstilte skudd som kan trekke opp vann kapillært fra et grunnvannsspeil inntil 50 cm under moseoverflata. Fordi vokseformen reduserer fordampningen til et minimum, holder rusttorvmosen seg fuktig lenge etter siste regnskyll. Arter som vokser nærmere grunnvannspeilet har en løsere vokseform og vokser derfor raskere når fuktighetstilgangen er god, men tørker også lettere ut.

Sammen med uttørringstoleransen har poikilohydrisiteten gitt mosene mulighet til å tøye grensene for sin forekomst i bakkevegetasjonen: små, mørke 'lommer', tørre knauser og åpne, steppe-liknende systemer, ekstreme snøleier til fjells, og ustabile substrater. Mosene har også inntatt en rekke mikro-nisjer som er utilgjengelige for andre landplanter (som er avhengige av et jordlag å feste røttene i, og å trekke opp vann fra). En rekke moser finnes derfor på levende trestammer (*epifyttisk levevis*), dødt trevirke (*epixylt levevis*) eller mer eller mindre eksponert stein (*saxicolt levevis*), også på stein i bekker og elver. En av de mest ekstreme nisjene moser vokser, er som nevnt på blad av eviggrønne lauvtrær i tropene (*epifyllt levevis*).

REPRODUKSJONSBIOLOGI

Fordelingen mellom diøsiske (særbu) og monøsiske (sambu) arter er jevn blant bladmosene, mens ca. 75 % av levermosene er diøsiske. Sporofytt forekommer hyppigere hos monøsiske enn diøsiske taxa (hos en del dioike arter er sporofytt aldri funnet)! Vellykket kjønnet reproduksjon hos diøsiske taxa er avhengig av et gunstig lokalklima (p.g.a. spermatozoid-overføringens vannavhengighet) og av at planter av forskjellig kjønn vokser nær hverandre.

Antallet sporer pr. kapsel varierer med kapselstørrelse og sporestørrelse. Hos bladmoseslekta *Archidium* finner vi ca. 16 store (inntil 200 µm) sporer pr. sporangium, levermoseslekta *Riccia* (*Marchantiales*) kan ha opptil 200 sporer pr. sporangium, mens det andre ytterpunktet utgjøres av levermoser (f.eks. *Cephaloziella* i *Jungermanniales*) og bladmoser (f.eks. *Dawsonia*) med sporer ned mot 6-7 µm i diameter, i et antall fra ca. 1 million (*Scapania*, *Jungermanniales*) til ca. 75 millioner (*Dawsonia*) pr. sporangium.

En langlevet seta og et peristom som beveger seg etter variasjoner i luftfuktigheten (åpner kapselen i tørt vær, lukker den i fuktig vær), gjør at bladmose-sporene spres porsjonsvis over en lengre tid, i de periodene der muligheter for vellykket spredning er størst (tørt vær med vind). Moser med lang, opprett kapsel og langt, sylindrisk peristom er de mest utpregete ballistene (en ballist er en plante som hindrer frø/sporer å spres for lett, fordrer kraftig dytt eller sterk vind for å få spredningsenhetene ut): en betydelig risting av moseplanten er nødvendig for at sporene skal slippe ut av sporangiet. Slike moser vokser gjerne i åpne, vindfylte habitater. Sporangier uten peristom (*gymnostome* kapsler) med redusert seta, eventuelt kapsler som ikke åpner seg i det hele tatt (*kleistokarpe*), finner vi hos moser med kort livssyklus i kortvarige, ustabile habitater, f.eks. i åkre og på periodevis oversvømte strender.

Noen mosegrupper har utviklet helt spesielle spredningstilpasninger. Hos parasollmosene (*Splachnum*), dyttes sporene i tørt vær ut av kapselåpningen, ned på den utvidete, klebrige nedre delen av kapselen (apofysen). Åtsel- og møkkfluer tiltrekkes av lukt (møkk- eller åtsel-lukt og trolig også apofysens farge; den kan være rødfiolett eller gul), får de klebrige sporene på beina, og planter disse i det første og beste liket eller ruka flua lander på. *Epizoochori* ('utenpå-dyr-spredning'), gjør at *Splachnum* med moderat reproduksjonsinnsats får spredd sporene sine til pattedyrmøkk, det eneste substratet sporene kan spire i.

Plutselig oppsprekking av sporangiet og elaterenes hygroskopiske bevegelser bidrar til rask sporespredning hos levermoser. Dette er viktig på grunn av den kortlevde sporofytten. De aller fleste sporer og vegetative spredningsenheter faller ned nær morplanten, men en betydelig langdistansespredning, f.eks. over is om vinteren, kan også finne sted. Men det er bare et fåtall moser som ofte opptrer med sporofytt, og for svært mange mosearter er derfor vegetative spredningsenheter viktigste middel til å opprettholde populasjonsstørrelsen, i hvertfall på kort sikt. Stort sett kan alle deler av en moseplante spire og gi opphav til en ny gametofytt. Vi har tidligere vist eksempler på spesialiserte spredningsenheter, *gemmae*, men i tillegg til disse fungerer tilfeldig fragmenterte mosedeler som spredningsenheter hos alle mosearter. Gemmae og gametofyttfragmenter spirer raskt når forholdene er gunstige, mens det er uklart hvor ofte sporer spirer og gir opphav til en ny gametofytt under naturlige forhold. Forsøk antyder at sporer kan være viktig for populasjonsutviklingen hos en del arter i kortvarige/ustabile habitater, men av helt underordnet betydning for arter med langlevd gametofytt under normale, stabile forhold. Det betyr ikke at sporenes rolle er ubetydelig. Spredt spiring fra sporer (både i tid og rom) kan ha stor betydning for opprettholdelse av, og økning i, mosepopulasjonenes genetiske variasjon.

KILDER

Andersen, A.G., Boesen, D.F., Holmen, K., Jacobsen, N., Lewinski, J., Mogensen, G., Rasmussen, K. & Rasmussen, L. 1976. Den danske mosflora. I. Bladmosser. - Gyldendal, København.

Arnell, S. 1956. Illustrated moss flora of Fennoscandia. I. Hepaticae. - Gleerup, Lund.

Bopp, M. 1983. Developmental physiology of bryophytes. - I: Schuster, R.M. (red.), New manual of bryology, Hattori bot. Lab., Nichinan, s. 276-324.

Brotherus, V.F. 1924. Musci. III. Unterklasse Bryales. II. Spezieller Teil. 1. - Nat. PflFamilien 10: 143-478.

Brotherus, V.F. 1925. Musci. III. Unterklasse Bryales. II. Spezieller Teil. 1. - Nat. PflFamilien 11: 1-522.

Clymo, R.S. & Hayward, P.M. 1982. The ecology of Sphagnum. - I: Smith, A.J.E. (red.), Bryophyte ecology, Chapman & Hall, London, s. 229-289.

Corley, M.F.V., Crundwell, A.C., Düll, R., Hill, M.O. & Smith, A.J.E. 1981. Mosses of Europe and the Azores; an annotated list of species, with synomyms from the recent literature. - J. Bryol. 11: 609-689.

Corley, M.F.V. & Crundwell, A.C. 1991. Additions and amendments to the mosses of Europe and the Azores. - J. Bryol. 16: 337-356.

Flatberg, K.I. 1994. Norwegian Sphagna: a field colour guide. - Univ. Trondheim VitenskMus. Rap. bot. Ser. 1994: 3: 1-42.

Frisvoll, A.A., Elvebakk, A., Flatberg, K.I., Halvorsen, R. & Skogen, A. 1984. Norske navn på moser. - Polarflokken 8: 1-59.

Grolle, R. 1983. Hepatics of Europe including the Azores: an annotated list of species, with synonyms from the recent literature. - J. Bryol. 12: 403-459.

Hallingbäck, T. & Holmåsen, I. 1985. Mossor. En fälthandbok. Stockholm.

Jia, Y., Wu, P.C., Wang M.Z. & He, S. 2003: Takakiopsida, a unique taxon of bryophytes. -Acta Phytotax. Sin. 41: 350-361.

Longton, R.E. & Schuster, R.M. 1983. Reproductive biology. - I: Schuster, R.M. (red.), New manual of bryology, Hattori bot. Lab., Nichinan, s. 386-462.

Mischler, B.D. 1986. A Hennigian approach to bryophyte phylogeny. - J. Bryol. 14: 71-81.

Mischler, B.D. & Churchill, S.P. 1984. A cladistic approach to the phylogeny of the ‘bryophytes’. - Brittonia 36: 406-424.

Nyholm, E. 1954-69. Illustrated moss flora of Fennoscandia. II. Musci. - Stockholm.

Renzgalia, S.R., McFarland, K.D. & Smith, D.K. 1997. Anatomy and ultrastructure of the sporophyte of *Takakia ceratophylla* (Bryophyta). Americ. J. Bot. 84: 1337-1350.

Rydgren, K. & Økland, R.H. 2003. Short-term costs of sexual reproduction in the clonal moss *Hylocomium splendens*. -□ Bryologist 106: 212-220.

Schofield, W.B. & Hébant, C. 1984. The morphology and anatomy of the moss gametophore. - I: Schuster, R.M. (red.), New manual of bryology, Hattori bot. Lab., Nichinan, s. 627-657.

Schuster, R.M. 1984a. Comparative anatomy and morphology of the Hepaticae. - I: Schuster, R.M. (red.), New manual og bryology, Hattori bot. Lab., Nichinan, s. 760-891.

Schuster, R.M. 1984b. Evolution, phylogeny and classification of the Hepaticae. - I: Schuster, R.M. (red.), New manual og bryology, Hattori bot. Lab., Nichinan, s. 892-1070.

Schuster, R.M. 1984c. Morphology, phylogeny and classification of the Anthocerotae. - I: Schuster, R.M. (red.), New manual og bryology, Hattori bot. Lab., Nichinan, s. 1071-1092.

Schuster, R.M. 1992a. The Hepaticae and Anthocerotae of North America east of hundredth meridian. V. - Field Mus. nat. Hist., Chicago.

Schuster, R.M. 1992b. The Hepaticae and Anthocerotae of North America east of hundredth meridian. VI. - Field Mus. nat. Hist., Chicago.

Shaw, A.J. 1991. Ecological genetics, evolutionary constraints, and the systematics of bryophytes. - Adv. Bryol. 4: 29-74.

Shaw, A.J. 1992. The evolutionary capacity of bryophytes and lichens. - I: Bates, J.W. & Farmer, A.W. (red.), Bryophytes and lichens in a changing environment, Clarendon Press, Oxford, s. 362-380.

Shaw, A.J. 2000.Bryophyte biology. Cambridge Univ. Press, Cambridge.

Smith, A.J.E. 1978. The moss flora of Britain & Ireland. - Cambridge Univ. Press, Cambridge.

Smith, A.J.E. 1990. The liverworts of Britain and Ireland. - Cambridge Univ. Press, Cambridge.

Vitt, D.H. 1984. Classification of the Bryopsida. - In: Schuster, R.M. (ed.), New manual of bryology, Hattori bot. Lab., Nichinan, pp. 696-759.

Watson, E.V. 1969. British mosses and liverworts, ed. 2. - Cambridge Univ. Press, Cambridge.

Watson, M.A. 1980. Patterns of habitat occupation in mosses - relevance to considerations of the niche. - Bull. Torrey bot. Club 107: 346-372.

Økland, R.H. 1995. Population biology of the clonal moss Hylocomium splendens in Norwegian boreal spruce forests: demography. - J. Ecol. 83: .697–712.

Økland, R.H. 2000. Population biology of the clonal moss *Hylocomium splendens* in Norwegian boreal spruce forests. 5. Vertical dynamics of individual shoot segments. - Oikos 88: 449-469.

ORDLISTE

Akropetal (acropetal) vekst – vekst fra toppen (apeks) og nedover, eldste deler ved basis. Motsatt = basipetal.

Akrokarp skuddbygning – skuddene ikke (eller lite) forgreinet og opprette, med gametangier og sporofytt endestilte.

Amfithecium – cellevev i en theca som ligger rundt et endotheciet.

Annulus – ring i øvre del av sporangiet som ved modning forslimes slik at lokket, operculum, faller av.

Anteridiofor – se gametangiofor

Anteridium, antheridium – sekkformet hannlig kjønnsorgan, danner spermatozoider.

Apikal celle – trekantet endecelle hos levermoser og bladmoser ≠ nålekapselmoser som har en flercellet ‘meristematisk kant’.

Apofyse – en ‘hals’ av ikke sporeproduserende celler under sporangiet hos mange bladmoser

Apomorf, apomorfi – avledet, avansert status i en karakter, se plesiomorfi. Hvis vi tenker på karakteren ‘hudutvekst’ hos vertebratene, er skjell (hos krypdyra) en plesiomorf (primitiv) karakterstatus og hår (hos pattedyra) en apomorf (avansert) karakterstatus

Areolert – om thallus som viser et rutemønster

Arkegoniofor – se gametangiofor

Arkegonium, archegonium – flaskeformet hunnlig kjønnsorgan, danner eggceller, består fra basis av en stilk, buk (som omslutter eggcellen og bukkanalcellen) og hals.

Arkesporium – de diploide cellene i sporangiet som går i reduksjonsdeling (meiose) og danner sporene. Elaterer (se nedenfor) dannes også fra arkesporiet.

Arthrodont peristom – perisomtennene dannet av rester av cellevegger fra døde celler (jfr. nematodont peristom), tennene ser leddete ut.

Autapomorfi – en avledet egenskap (apomorfi) som bare finnes i ett taxon.

Autotrof – ernæringsmåte der organismen kan omdanne lysenergi til kjemisk energi gjennom fotosyntese.

Ballistisk sporespredning – sporespredning ved at stive strukturer og sporangier med oppadvendt åpning må dyttes eller påvirkes av sterk vind for at sporene forlater morplanten.

Basipetal vekst – vekst fra basis og oppover, eldste deler i toppen. Motsatt = acropetal.

Biotop – levested

Bukblad – spesielt utformete blad på undersiden (ventralsiden) hos mange levermoser.

Bukkanalcelle – celle som ligger over eggcellen i arkegoniet.

Cellevegg – fast struktur utenfor cellemembranen, består av cellulose

Cortex – bark

Diploid – med to sett kromosomer, ett fra hver forelder, betegnes 2n.

Diplolepide peristomtenner – tenner sitter i to kranser.

Diøsisk, dioik – med separate hann- og hunn-planter (særbu).

Dorsal – som hører til ryggsiden

Eksostom – en ytre ring av peristom-tenner.

Ektohydrisk – en mose uten velutviklet indre vannledningssystem som hovedsakelig tar opp vann gjennom hele overflaten.

Elaterer – langstrakte celler som dannes i arkesporiet, hver elatere er søstercelle til en sporemorcelle. Elaterene er tynnveggete med spiralfortykkelser og er hygroskopiske.

Endohydrisk – en mose med velutviklet indre vannledningssystem som hovedsakelig tar opp vann fra jorda (som bjørnemose)

Endomykorhiza – en type mykorrhiza, ‘sopprot’, der de mikroskopiske sopphyfene befinner seg inne i plantevevet.

Endostom – en indre ring av peristomtenner.

Endothecium – det indre laget av en theca (innholdet i et sporangium), danner det sporedannende vevet + ofte en steril søyle = kolumella.

Epi- – på, over

Epidermis – hudlag, bestående av ett cellelag, som dekker alle flercellete plantevev.

Epifragma – en hinne mellom peristomtennene som lukker sporene inne hos bjørnemosene.

Epifyllisk – som lever festet på et blad.

Epifyttisk – som lever festet på en plante.

Epilitisk – som lever festet på en stein, se også saxicolt levevis.

Epixylisk – som lever festet på ved.

Epizoisk – som lever festet på et dyr.

Epizoochori – spredning ved at sporer festes utenpå dyr.

Eukaryot – med ekte cellekjerne, inkluderer alle levende organismer unntatt bakterier.

Flagell – svingtråd, finnes hos moser bare hos hannlige gameter, spermatozoider.

Floem, phloem – ledningsvev som transporter fotosynteseprodukter som sukker.

Fot – festeorgan for sporofytten på gametofytten (dvs. på bunnen av det opprinnelige arkegoniet) hos en mose

Fyllider – bladliknende utvekster

Fylogeni – organismers utviklingshistorie og slektskap med andre organismegrupper.

Gamet – kjønnscelle, ♀= eggcelle, ♂=spermatozoide.

Gametangiofor – oppstigende, parasoll-liknende strukturer (‘tvarer’) som beskytter henholdsvis arkegonier (arkegoniofor) og anteridier (anteridiofor) i orden Marchantiales.

Gametangium – kjønnsorgan, fellesbetegnelse for arkegonier og anteridier hos moser.

Gametofor, gametofyttskudd – mosegametofytten består av det først utviklete trådstadiet (=protonema), fra dette utvikles skudd (gametoforer) som danner kjønnsorganer (arkegonier/antheridier).

Gametofytt – haploid fase av livssyklus, organisme som produserer gameter (egg og/eller spermatozoider), kan være særkjønnet (monoik, monoøsisk) eller tvekjønnet (dioik, diøsisk).

Gemma – ‘grokorn’, vegetative spredningsenheter, små legemer (haploide) som bidrar til vegetativ formering hos enkelte moser.

Grana – (flertall av granum) stabler av membransekker inne kloroplastene, sete for å konvertere lysenergi til kjemisk energi.

Gymnostomi – det fenomen at et sporangium mangler peristom.

Halskanalceller – celler som forekommer i arkegoniets halsparti.

Haplo-diplontisk livssyklus – ¨livssyklus (=generasjonsveksling) som innebærer veksling mellom haploid og diploid fase.

Haploid – med ett sett kromosomer, betegnes med n (≠ diploid, 2n).

Haplolepide peristomtenner – med en krans, som alltid vil svare til den indre kransen – endostomet.

Heteromorf generasjonsveksling – veksling mellom to generasjoner, en haploid og en diploid, som ser morfologisk forskjellige ut. (Motsatt = Isomorf generasjonsveksling, finnes ikke hos moser, bare hos noen alger).

Homologi – likhet som skyldes arv fra felles opphav.

Homoplasi – likhet som skyldes parallell eller konvergent utvikling, motsatt av homologi (Beslektet med begrepet analogi).

Hyalinceller – gjennomskinnelig celler uten kloroplaster.

Hyalodermis – hud (epidermis) av hyaline (gjennomskinnelige) celler

Hydroider – avlange døde celler med vannledningsfunksjon i stengelen hos noen bladmoser. Funksjon som trakeider og kar hos karplantene.

Hydrolabil – som endrer fuktighet med omgivelsene

Hygroskopiske bevegelser – bevegelser som er påvirket av fuktighet/tørke i celler, koplet til fortykkelser på ulike steder i celleveggen.

Inflorescens (perichaetium) – egentlig 'blomsterstand', men brukes hos moser som betegnelse på en samling av gametangier og bladene (ofte spesielt utformet) som omgir dem, evt. også med parafyser.

.

Kalyptra – hette som dekker sporangiet. Oppstått fra øvre del av arkegoniet.

Kapsel – vanlig brukt betegnelse på sporangiet hos moser (egentlig en misvisende term: kapsel er en frukttype hos de dekkfrøete plantene)

Kar, traké – avlange celler med veggfortykkelser og oppløste endevegger som leder vann og oppløste næringssalter i frøplantene. Se ellers trakeide.

Kladokarp skuddbygning – skuddene ikke (eller lite) forgreinet og opprette (som hos akrokarpe moser), men med gametangier og sporofytt tilsynelatende sidestilte (som hos pleurokarpe moser), altså en mellomform.

Kleistokarpi – det fenomen at sporangiet mangler enhver åpningsmekanisme.

Kloroplast – membrankledd organell i cellene der klorofyll og andre fotosyntese-pigmenter er samlet.

Kolumella – betyr en liten søyle, vev i midten av mosesporangiet ('kapselen') som er sterilt, dvs. ikke produserer sporer.

Koprofil – som vokser på møkk

Kutikula – en voksaktig substans som dekker stengel og blad hos de fleste landplanter.

Lamina – bladplate

Leptoider – avlange levende celler som leder organiske stoffer som karbohydrater i stengelen hos noen bladmoser (bjørnemosene). Funksjon som silceller hos karplantene.

Lignin – et hardt stoff ('vedstoff') som forsterker celluloselaget i karplanter, spesielt i ledningsvevet (xylemet).

Meiose, reduksjonsdeling – kjernedeling der en i utgangspunktet diploid kjerne gir opphav til fire haploide datterkjerner. Hos moser knyttet til sporedannelse.

Meristem – vekstlag, et område med delingsaktive celler.

Merofytt – meros (gresk) betyr del. Veksten hos de fleste moser skjer fra en apikal tetraedisk celle, som deler seg i tre retninger. Hver ‘retning’ gir opphav til blad, som tilhører tre ulike ‘merofytter’.

Mitose, vekstdeling – kjernedeling uten reduksjon i kromosomtallet.

Monofyletisk, monofyli – betegnelse på en gruppe organismer som har felles opphav, og der alt avkom fra dette opphavet er inkludert i gruppen. Se parafyli.

Monøsisk, monoik – når hannlige og hunnlige gameter dannes på samme individ (sambu).

Nekrofil – som vokser på døde dyr

Nematodont peristom – perisomtennene dannet av hele døde celler (jfr. Arthrodont peristom).

Nomenklatur – navnsetting av systematiske enheter.

Oljelegemer – fettholdige, membranavgrensete organeller, som finnes hos de fleste levermosene.

Operculum – lokk (på sporangiet)

Parafyletisk, parafyli – betegnelse på en gruppe organismer som har felles opphav, men der alt avkom fra dette opphavet ikke er inkludert i gruppen. Se monofyli.

Parafyllier – flercellete forgreinete trådsystemer som vokser ut fra gametofytt-stengler og som har klorofyll (til forskjell fra rhizoider), og som har skråstilte skillevegger mellom cellene (til forskjell fra protonema).

Parafyse – steril celletråd som utvikles i tilknytning til formeringsorgan.

Parenkym – udifferensiert cellevev.

Perichaetium – se inflorescens.

Peristom – tenner langs kanten av ringen (annulus) som skiller lokket (operculum) fra resten av sporangiet. Har veggfortykkelser og hygroskopiske bevegelser og regulerer sporespredningen.

Peroxisom – celleorganell som inneholder enzymer som overfører hydrogen fra ulike substanser til oksygen. Viktig for red-ox prosesser i cellen

Placenta – vev som forsyner en ny zygote med næring.

Plastider – organeller i planteceller, omfatter bl.a. kloroplaster

Plesiomorf, plesiomorfi – primitiv status i en karakter, se apomorfi. .

Pleurokarp skuddbygning – skuddene forgreinet og nedliggende, med gametangier og sporofytt tilsynelatende sidestilte (egentlig endestilte på korte sideskudd).

Poikilohydrisitet – endring av vanninnhold med omgivelsene.

Prokaryot – organisme uten membrankledte organeller som cellekjerne, kloroplaster og mitokondrier.

Polysporangiophyta – navnet på landplanter der hver sporofytt har mange sporangier, dvs. unntatt mosene der hver sporofytt bare har ett sporangium.

Protonema – første stadium av utviklingen av en gametofytt hos moser, oftest trådformet, danner knopper som utvikler seg til gametoforer (=gametofyttskudd).

Pseudoelaterer – sterile celler som dannes fra spesielle cellelag mellom de sporeproduserende lagene i arkesporet hos nålkapselmoser.

Pseudoperianth – utvekst fra thallus som beskytter det befruktede arkegoniet. (Perianth er egentlig blomsterdekke, dvs. kronblad og begerblad hos blomsterplanter)

Pseudopodium – stilk (hos torv- og sot-moser) som bærer sporangiet, men som er dannet av gametofytt- og ikke sporofytt-vev som stilk (=seta) hos de andre bladmosene.

Pyrenoid – del av kloroplasten som fremtrer som et lyst, område og inneholder proteiner. Hos grønnalger sete for enzymer som er viktige i fotosyntesen. Finnes også hos nålekapselmoser.

Rhizoid – en ’rottråd’, en- eller flercellet, nedadvoksende celletråd som fester mose-gametofytten.

Rubisco – ribulose carboxylase, enzymet som katalyser første skrittet i Calvin sykelen i fotosyntesen.

Saxicolt levevis – som lever på stein.

SEM – forkortelse for Scanning elektronmikroskopi.

Sentralsylinder – spesialiserte celler i en indre sylinder i stengelen hos enkelts moser, se hydroider.

Spalteåpning – mikroskopisk pore i plantevev, som er omgitt av lukkeceller, som kan regulere gassutveksling i forbindelse med fotosyntese.

Seta, stilk – stilkformet del av sporofytten som bærer sporangium (‘kapsel’) i enden

Spore – haploid celle som har formerings- og spredningsfunksjon, dannes i sporangium etter meiose.

Sporopollenin – et bestandig stoff bestående av polymerer, som beskytter eksponerte zygoter hos alge-klassen Charophyceae og sporer og pollen hos landplantene.

Sporofytt – diploid fase av livssyklus (hos moser festet på gametofytten), som produserer haploide sporer etter reduksjonsdeling (meiose).

Stivelse – a-1,4 glukan, vanlig reservestoff, opplagsnæring.

Stomata – flertall av stoma, se spalteåpning

Symplesiomorfi – en primitiv karakterstatus (plesiomorfi) som er delt av flere taxa.

Synapomorfi – en avledet (avansert) karakterstatus (apomorfi) som er delt av flere taxa.

Søstergruppe – nærmeste slektning til en monofyletisk gruppe.

Taxon (flertall taxa) – en avgrenset systematisk enhet, art, slekt, familie osv.

Taxonomi – avgrensing og navnsetting av systematiske enheter.

Thallus – plantelegeme som ikke er differensiert i stengel og blad (Adjektiv: thalloid)

Theca – sporeproduserende vev i sporangiet

Trakeider, trakéer – avlange celler med veggfortykkelser som leder vann og nærings-salter hos karplantene. Sistnevnte er videre og har oppløste endevegger.

Trigoner – ’hjørnetrekanter’ dannet ved betydelig celleveggutvikling nær møtepunktene for tre celler i blad eller i thallus- karakteristisk for levermosene.

Vaginula – slire dannet av arkegonie-basis.

Ventral – som hører til magesiden, buksiden.

Vesicular Arbuscular Mykorrhiza, VAM – en spesiell type endomykorrhiza med blærer i et forgrenet system.

Xylem – vedvev, vannledningsfunskjon. Består av trakeider og trakéer (kar) hos karplantene

Zygote – diploid celle som er oppstått ved sammensmelting av en hunnlig og hannlig gamet.